SHOUT
SHARE
IT

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Fünfundneunzigster Band

Mit 167 Figuren im Text und 21 Tafeln

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1910

E384
8

1800

Inhalt des fünfundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 4. April 1910

Seite

Hch. Stauffacher, Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. (Mit Taf. I, II u. 3 Fig. im Text) 1

W. Knoll, Bestehen direkte, mit unseren heutigen Hilfmitteln darstellbare Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma? Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der polymorphkernigen Leucocyten im strömenden Blut und im roten Knochenmark des Menschen. (Mit Taf. III) 121

Zweites Heft

Ausgegeben den 3. Mai 1910

J. André, Zur Morphologie des Nervensystems von Polystomum integerrimum Froel. (Mit 11 Fig. im Text) 191

J. André, Die Augen von Polystomum integerrimum Froel. (Mit 13 Fig. im Text) 203

Johann Hammerschmidt, Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. (Mit Taf. IV u. V) 221

C. Janicki, Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. Teil. Lophomonas blattarum Stein, L. striata Bütschli. (Mit 16 Fig. im Text u. Taf. VI—IX) 243

C. Saint-Hilaire, Über den feineren Bau des Follikelepithels bei den Cephalopoden. (Mit Taf. X) 316

Erich Krüger, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preyssl. (Mit 33 Fig. im Text u. Taf. XI, XIa) 327

Drittes Heft

Ausgegeben den 24. Mai 1910

Seite

F. H. Krecker, Some Phenomena of Regeneration in Limnodrilus and Related Forms. (With 2 figures in text and plate XII—XIV) 383

Leopold Löhner, Untersuchungen über Polychoerus caudatus Mark. (Mit 1 Figur im Text u. Tafel XV—XVII) 451

Viertes Heft

Ausgegeben den 21. Juni 1910

Enoch Zander, Studien über die Honigbiene (Apis mellifica). I. Die Gliederung des thoracalen Hautskelettes der Bienen und Wespen. (Mit 8 Figuren im Text und Tafel XVIII) 507

Enoch Zander, Studien über die Honigbiene. II. Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene von Friedrich Stellwaag. (Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIX, XX) 518

H. Glaue, Beiträge zu einer Monographie der Nematodenspecies Ascaris felis und Ascaris canis. (Mit 26 Figuren im Text) 551

Albert Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. (Mit 19 Figuren im Text) 594

Paul Backhoff, Die Entwicklung des Copulationsapparates von Agrion. Ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Odonaten. (Mit 29 Figuren im Text und Tafel XXI) 647

Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen.

Von

Dr. Hch. Stauffacher
(Frauenfeld).

Mit 3 Figuren im Text und Tafel I, II.

I. Beobachtungen an embryonalen Leberzellen des Menschen.

Im Jahre 1903 erschien ein Aufsatz, betitelt »Einiges über Zell- und Kernstrukturen«, von mir in Bd. LXXIII dieser Zeitschrift. Es handelte sich hier um gewisse sichtbare Verbindungen[1] zwischen Kern und Cytoplasma in den ruhenden Zellen von *Cyclas cornea* Lam. Die Publikation war das Resultat einer 7jährigen intensiven mikroskopischen Tätigkeit, während welcher Tausende von Zellkernen — zumeist allerdings von *Cyclas cornea* L. — auf das genaueste untersucht wurden. In Vorträgen und privaten Demonstrationen suchte ich fortwährend die Aufmerksamkeit anderer Forscher auf die mir deutlich sichtbaren Strukturen zu lenken, und schließlich wurde das Thema — da ich im engeren Kreise nicht dem gewünschten Interesse begegnete — der allgemeinen Diskussion unterbreitet; der in bescheidenem Rahmen gehaltenen Abhandlung, die mehr den Charakter der heutzutage so beliebten »vorläufigen Mitteilungen« hatte, glaubte ich ein Literaturverzeichnis nicht beilegen zu müssen[2].

Das Unternehmen scheiterte vollständig: Mein Ruf blieb ohne Echo. Ein einziges (medizinisches) Blatt nahm Notiz von der zitierten Beobachtung, versah aber die Meldung ohne Kommentar gleich mit Frage- und Ausrufzeichen, so daß ich über die persönliche Stellungnahme des Berichterstatters zu meiner Arbeit keinen Augenblick im Zweifel sein konnte. Er war offenbar so vollständig befriedigt von der herrschenden Lehre über das Problem »Zelle«, daß ihm jede Modifikation derselben als überflüssig, ja als frivol erscheinen mußte. Und anstatt die eigenen Präparate einer genauen Revision zu unterziehen, um sich dadurch einen einigermaßen objektiven Standpunkt zu sichern, versucht er seine Anzeige über das Erscheinen meiner Arbeit mit Emblemen, die meine Befähigung zum Mikroskopiker in ein bedenkliches Licht zu stellen geeignet wären. Was jahrelange intensive mikroskopische Arbeit mit den besten Instrumenten und den momentan zuverlässigsten Methoden zutage gefördert, das erledigt man mit einer genialen abwehrenden Geste!

---

[1] Sie wurden von mir »Kernbrücken« genannt.

[2] Die Frommannschen Arbeiten waren mir übrigens damals noch gänzlich unbekannt.

Ein anerkannter Meister auf dem Gebiete der Zellenforschung, W. Flemming, an den ich mich vor der Publikation jener kleinen Studie mit meinen Präparaten wandte, war, wie er mir brieflich mitteilte, durchaus nicht abgeneigt, die Existenz der beschriebenen Strukturen anzunehmen, und er forderte mich energisch auf, das Thema nicht mehr aus den Augen zu verlieren — derselbe Flemming, der in seinem berühmten Werk »Zellsubstanz, Kern und Zellteilung« (1882) »trotz Frommanns positiven Angaben« entschieden in Abrede stellte, »daß man ..... eine wirkliche Verbindung von Fäden mit dem Umfang des Kerns oder gar eine Fortsetzung von Fäden ins Innere des Kerns sehen könne« (S. 22).

Auch Heidenhain hat es in seinem neuesten Werk »Plasma und Zelle« (1907, Jena, G. Fischer) nicht für nötig gefunden, die oben genannte Arbeit zu zitieren; sie fand so wenig wie die andern Untersuchungen, die sich in ähnlichen Bahnen bewegten, Gnade vor seinen Augen[1]. Er läßt uns vielmehr allesamt durch van Bambeke abfertigen. Aber daß jemand erfahre, wo dessen Referat: »De l'emploi du terme protoplasma« zu finden sei, hält Heidenhain — wie mir scheint — nicht für nötig, und derjenige, der sich über den Inhalt der Abhandlung van Bambekes orientieren will, wird Mühe haben, das Referat aufzufinden.

Ich unterschätze die ungeheure Arbeit, die Heidenhain bei der Abfassung seines Werkes geleistet, gewiß nicht, und jeder, der in den letzten Jahren auf dem Gebiete der Zellenforschung tätig war, weiß, welche fast unübersehbare Menge von Publikationen es für einen Autor zu bewältigen gilt, der ein auch nur annähernd richtiges Bild über den gegenwärtigen Stand unsrer Kenntnisse von der Zelle entwerfen will. Es schiene also eigentlich gar nicht verwunderlich, wenn dem Verfasser eines solchen Werkes hier und da eine Kleinigkeit entschlüpfen würde; kann ich doch selbst nicht garantieren, in der vorliegenden Arbeit alle diejenigen Quellen gekannt und berücksichtigt zu haben, die sich bereits mit Kernfortsätzen befaßten, und was bedeutet das für diese Zwecke benötigte Material im Vergleich zu dem Quellenstudium, das HEIDENHAIN zu besorgen hatte.

---

[1] Die Namen Frommann, Klein und Reinke werden jedoch erwähnt (S. 134).

Aber in dieser kleinen, fast unmerklichen Lücke, die HEIDENHAIN in seinem Werke offen läßt, steckt der wissenschaftliche Gegner, der die bis jetzt bekannt gewordenen Bestandteile der Zelle zum Teil anders einschätzt und die bis anhin beschriebenen Erscheinungen im Leben der Zelle teilweise anders interpretiert. Und daß die Schwierigkeiten in der Deutung gewisser Zellbestandteile und Vorgänge in der Zelle in der letzten Zeit bedeutend gewachsen sind und beinahe in dem Maße weiterwachsen, wie sich die Zahl der Publikationen darüber vermehrt, wird keinem Eingeweihten entgehen. — Ich erinnere beispielsweise nur an die Centrosomentheorie, die unsere Zellenlehre außerordentlich kompliziert, während — meiner Überzeugung nach — die physikalischen Gesetze, welche die Zellteilung und andere Zellenvorgänge beherrschen, relativ einfacher Natur sein dürften. In dem Bedürfnis, überall Centrosomen finden zu sollen, greift man nicht selten zu den unwahrscheinlichsten und abenteuerlichsten Deutungen und drängt dadurch die Zellforschung in eine Sackgasse, aus der sie voraussichtlich erst dann wieder befreit werden kann, wenn wir die Centrosomen eines Teiles ihrer Selbstherrlichkeit beraubt haben werden. Vorläufig aber scheinen alle in dieser Richtung gemachten Anstrengungen ohne Eindruck zu bleiben, weil — ungeachtet der zahlreichen uns daraus erwachsenden Schwierigkeiten — die Exkursionen in das Gebiet der Zelle gewöhnlich in einer Apotheose der Centrosomen ausklingen.

Auch die vorliegende Arbeit verdankt ihre Entstehung, wie der eingangs erwähnte Aufsatz, einem Zufall. Die Herren Dr. DEBRUNNER und Dr. LEUW, Ärzte in Frauenfeld, hatten die Güte, mir mehrere menschliche Embryonen verschiedenen Alters abzutreten, und ich machte mich selbstverständlich sofort daran, das kostbare Material sorgfältig zu präparieren und zu untersuchen. — Die Objekte lagen, als sie in meinen Besitz übergingen, in 3%iger Formalinlösung. Da ich Formalin als Fixierungsflüssigkeit nicht aus eigener Erfahrung kannte, geriet ich bei der Wahl des Färbungsmittels in einige Verlegenheit. Schließlich entschied ich mich aber für eine Durchfärbung der Embryonen mit Boraxkarmin, das ich bereits von früheren Untersuchungen her gut kannte. Die Färbung war, wie sich nachher auf den Schnitten herausstellte, recht gut, wenn auch etwas schwach; die verschiedenen Gewebselemente waren gut erhalten, besonders schön präsentierten sich die mächtigen Kerne der Leberzellen, so daß sich meine Befürchtungen, die ich anfangs dem Formaldehyd gegenüber hegte, glücklicherweise nicht bestätigten.

Zu einem Studium der Organentwicklung und einer sich daran anschließenden Rekonstruktion der Embryone, die ich zunächst plante, kam ich aber bis zur Stunde noch nicht; denn bei einer auch nur oberflächlichen Besichtigung der einzelnen Schnitte zogen sofort die bereits genannten Leberzellen meine Aufmerksamkeit derart auf sich, daß ich mich ein volles Jahr hindurch einzig mit ihnen befaßte. Die hübschen Kerne dieser Zellen zeigten nämlich Merkmale, wie ich sie früher bei *Cyclas cornea* Lam. sah und in dem oben erwähnten Aufsatz beschrieb, und zwar in so auffallender Weise, daß ich mich entschloß, noch einmal auf diese Verhältnisse hinzuweisen, trotzdem — wie bereits betont — die Erfahrungen, die ich damals machen mußte, für mich keineswegs ermutigend waren.

Ich glaube indes verpflichtet zu sein, meine neueren Beobachtungen, die ich ohne jede Voreingenommenheit machte, einem weiteren wissenschaftlichen Leserkreis zur Verfügung stellen zu sollen. Die Untersuchungen wurden nun aber auf eine breitere Basis gestellt, indem ich den Entschluß faßte, neben den verschiedensten tierischen Geweben auch pflanzliche Objekte einer genauen Prüfung zu unterziehen.

Wir dürfen wohl von vornherein erwarten, daß die pflanzlichen Zellen ähnliche Verhältnisse zeigen, wie ich sie bei tierischen angetroffen, und tatsächlich sind auch auf botanischem Gebiet in den letzten Jahren Stimmen laut geworden, die auf Zellstrukturen hinweisen, welche an diejenigen erinnern, die ich selbst bei *Cyclas cornea* Lam. und den Leberzellen menschlicher Embryonen gesehen habe.

Ich hoffte ferner, durch Ausdehnung meiner Untersuchungen die Zahl der Fixierungs- und Färbemittel, mit denen ich bereits vertraut war, um ein Erkleckliches vermehren zu können, und die Erfahrungen, die ich mit pflanzlichen Objekten machte, haben mir deutlich gezeigt, wie wichtig es ist, möglichst viel, nach den verschiedensten Methoden behandeltes Vergleichsmaterial vor sich zu haben; ich versäumte hierbei nicht, eine und dieselbe Methode auf mehrere verschiedene Objekte und verschiedene Methoden auf ein und dasselbe Objekt anzuwenden. — Wo immer möglich, zog ich vereinfachte Behandlung der Präparate vor und vermied wenigstens Paraffin und Messer, indem ich mich der dünnen Epidermis bediente, die oft sehr leicht von der Unterseite der Blätter abgezogen werden kann.

Sehr viel Zeit wurde der Untersuchung lebenden pflanzlichen

Materials gewidmet, und die Aufschlüsse, die ich hierbei erhielt, waren mir sehr wertvoll. Sämtliche Zeichnungen pflanzlicher Kerne, die hinten auf der Tafel folgen, sind mit lebendem Material verglichen worden.

Endlich wird der Zellenforscher, den die von mir beschriebenen Strukturen interessieren, an pflanzlichen Objekten, die leicht zu beschaffen sind, eher Gelegenheit haben, meine Angaben zu prüfen, als wenn ich mich bloß auf die Befunde an den Leberzellen berufen hätte; denn menschliche Embryonen in dauernden Besitz zu bekommen, dürfte nicht immer ganz leicht sein.

Die Resultate meiner Beobachtungen an den Leberzellen wurden, samt den dazu gehörigen Präparaten der am 27. und 28. Dezember 1907 in Zürich tagenden schweiz. zoologischen Gesellschaft vorgelegt, und die Forscher, welche die aufgestellten Schnitte mikroskopisch prüften, bestätigten einstimmig meine Wahrnehmungen.

Die Zeichnungen sind so genau, als es mir möglich war, entworfen worden; verschiedenen von ihnen suchte ich die Färbung des Präparates zu geben (Fig. 1—4). Ich gab mir ferner Mühe, meine Objekte zu photographieren. Sollte es mir gelingen, die Strukturen auf die photographische Platte zu bringen, so würde dadurch der Vorwurf, jene möchten nur in meiner Einbildung existieren, wohl am sichersten zurückgewiesen werden können.

Die mikrophotographische Aufnahme von Strukturen, welche an der Grenze der Sichtbarkeit stehen, ist nun allerdings nicht leicht; denn bei der Einstellung der Apparatur kann man auf der matten Glasplatte der Camera die Stränge selbst, auf die man es abgesehen hat, kaum bemerken, und man muß sich oft damit begnügen, so fein wie möglich auf den Schnitt durch den ganzen Kern, eventuell auf ein besonders starkes Chromatinelement, einzustellen, während das zu photographierende Detail vielleicht um einen Gedanken tiefer oder höher gesucht werden müßte, um ganz scharf gesehen zu werden. Ich muß immer wieder darauf aufmerksam machen, daß nur derjenige die sog. »Kernbrücken« zu Gesicht bekommt, der eine sehr feine Fühlung mit der Mikrometerschraube hat, und ich bin fest überzeugt, daß diese Strukturen schon öfter aufgefallen wären, wenn man im allgemeinen sanfter mit der Mikrometerschraube umginge. — Wir werden uns die auf photographischem Wege erhaltenen Bilder weiter hinten etwas genauer ansehen; dagegen will ich nicht unterlassen, hier schon darauf aufmerksam zu machen, daß Strukturen, wie ich sie sehe, gelegentlich früher schon photographiert wurden, aber dem Autor, wie es scheint, nicht bewußt geworden sind. Ich möchte beispielsweise hinweisen auf die Abhandlung Wilsons: »Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea Urchin-Egg«, wo in Fig. 2 ein Kern abgebildet ist, der in der Mitte des (vom Leser aus linken) Randes einen Unterbruch zeigt, dem ein Gebilde entsteigt, das mit meinen »Kernbrücken« identisch sein dürfte. Es wundert mich sehr, daß dieses Gebilde einem Forscher wie Wilson entgehen konnte. Auch in dem Werke »La Genesi endoteliale dei Leucociti mononucleati del sangue« von V. Patella [129[1]] kann man unschwer eine ganze Anzahl von Photographien aufzeigen, welche deutliche Kernbrücken abbilden. Man sehe sich z. B. genau an: Taf. XXXVI (S. 147), Taf. XLIII (S. 165) letzter Kern der ersten Reihe und letzter Kern der zweiten Reihe, Taf. LXVI (S. 239), erster Kern der ersten Reihe usw.

Der Embryo, dem die meisten der auf Taf. I gezeichneten Leberzellen entnommen sind, war vermutlich etwa 21 Tage alt. Die lückenlose Serie, in die er durch Querschnitte zerlegt wurde, zählt 1007 Schnitte.

An den Leberzellen fiel mir zunächst das Fehlen der Kernkörperchen auf: In keinem einzigen der unzähligen Kerne, die mir zu Gesicht gekommen, habe ich einen Nucleolus entdecken können. Trotzdem halte ich dieses Gewebe für ruhend. Einerseits finde ich nur sehr vereinzelt caryokinetische Figuren, und anderseits wurde — eben mit Ausnahme des fehlenden Kernkörperchens — an den Kernen auch gar nichts entdeckt, was darauf hingewiesen hätte, daß sich die letzteren zur Teilung anschicken würden. Eine ähnliche Beobachtung machte Rawitz [108] an ruhenden Zellen des Salamanderhodens: Einen Nucleolus hat er in seinen Präparaten auch nicht gesehen; dennoch bezeichnet er die Zellen als ruhende. Rawitz sagt hierüber folgendes (S. 555): »Die Untersuchungen .... wurden an Salamanderhoden angestellt, welche bei praller Füllung der die Spermatosomen enthaltenden Abschnitte eine völlige oder fast völlige Ruhe in den Zellen der an dieselbe grenzenden Partien zeigten. Die Tiere waren Ende April eingefangen, kamen also zur Bearbeitung zu einer Zeit, in welcher die Geschlechtstätigkeit noch in vollem Gange ist, während die Einleitung der Spermatogenese durch die Teilung der ersten Zellgeneration noch nicht oder nur ganz vereinzelt statt hat. Diese Angaben vorauszuschicken war notwendig, weil die Beobachtungen, die ich veröffentlichen will, an wirklich ruhenden Zellen angestellt sind und auch nur für diese Geltung haben. Wirkliche Ruhe in den Zellen des Salamanderhodens trifft man aber meines Erachtens nur dann, wenn die Spermatogenese beendet ist und die Samenmutterzellen wieder ihre normale Größe erlangt haben. Daher können Organe, welche Salamandern in den letzten Sommermonaten und im Winter entnommen werden, noch nicht als wirklich ruhende bezeichnet werden . . . Einen Nucleolus habe ich in meinen Präparaten nicht gesehen« (S. 556). Auch FROMMANN [15] bemerkt (S. 234, Anmerk.), daß er ein Kernkörperchen an den Bindegewebszellen des Rückenmarkes häufig vermißt habe, und nach SCHWALBE [46] existieren Ganglienzellenkerne ohne Kernkörperchen (S. 28). KLEIN [54] sucht sie in den Zellkernen des Magens des Salamanders, aber er findet (S. 323) »in der großen Mehrzahl der Fälle keine Anzeichen von dem, was gewöhnlich als Nucleolus bezeichnet wird. Nur in einigen Beispielen sah ich ein oder zwei kleine Partikel . . ., welche mit FLEMMINGS Nucleoli übereinstimmen«. — Wir werden jedoch weiter hinten sehen, daß Nucleolen ganz wohl vorhanden sein können, ohne daß die gewöhnlichen Kernfärbemittel ihre Anwesenheit verraten.

---

[1] Die Zahlen in eckiger Klammer bedeuten die Nummern der betreffenden Arbeit im Literaturverzeichnis.

Die Kerne sind ferner alle völlig rund; nirgends habe ich eine Delle gesehen, wie sie etwa zur Aufnahme der Centrosomen gezeichnet werden. Genau dieselbe Beobachtung machte RAWITZ (loc. c.) an den ruhenden Zellen des Salamanderhodens: »Ich finde niemals eine Einbuchtung des Kernes gewissermaßen als Bettung der Sphäre, da in meinen Präparaten der Kern stets kreisrund begrenzt ist.«

Man wird mich nun vielleicht darauf aufmerksam machen, daß ich selbst einmal im reifenden Ei von *Cyclas cornea* Lam. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVIII, Taf. XI, Fig. 11) derartige, durch die Anwesenheit der Centrosomen oder Centrosphären bedingte Einbuchtungen des Kernes gezeichnet habe. Die Präparate, die mir damals (also vor etwa 15 Jahren) vorlagen, besitze ich zwar jetzt noch, und sie haben sich tadellos erhalten, aber ich konnte bei einer genauen Revision der Schnittserien die Zelle nicht mehr auffinden, die in jener Fig. 11 gezeichnet wurde. Da ich bei diesem Anlaß auch keine ähnlichen Bilder mehr sah, muß ich annehmen, daß der von mir in Fig. 11 meiner Dissertation gezeichnete Fall eine seltene Ausnahme war und den herrschenden Verhältnissen bei *Cyclas cornea* Lam. keineswegs entsprechen dürfte.

Das Chromatin der Kerne finden wir in größeren oder kleineren dunkelrot bis schwarz tingierten Kugeln teils im Innern des Nucleus, teils an der Peripherie desselben, wo es sich unter Umständen in relativ bedeutenden Portionen ansammelt. Hier, an der Oberfläche, repräsentieren diese verschieden großen Chromatinelemente, indem sie die allgemeine Rundung des Kernes mitmachen, direkt dessen Begrenzung nach außen; von einer Membran ist an diesen Stellen auch mit den besten Instrumenten und bei schärfster Vergrößerung nichts zu sehen. Wir werden später wieder auf diese Verhältnisse zu sprechen kommen. — Unschwer dagegen kann ich die zarten Fäden konstatieren, die — wie aus den Fig. 1—18 der Taf. I ersichtlich ist — jene centraleren Chromatinkugeln unter sich und mit den peripheren Chromatinpartien verbinden. Es kommt aber nicht selten vor, daß sich derartige Fäden treffen, ohne daß an dem Vereinigungspunkt irgendwelche Verdickung, also Anlagerung von Chromatin konstatierbar wäre (Fig. 1, 13).

Am Chromatin, sowohl des Kerninnern wie der Peripherie, fallen eigenartige Gruppierungen auf: Zu 2, 3, 4, 5 und 6 sieht man kleinere und größere Chromatinkugeln enger beisammenstehen, gerade so, wie wenn diese Elemente unter sich spezielle Verbände bilden würden. Da sie sogar in den Schnitten auffallen, könnten derartige Assoziationen im unzerteilten Nucleus wahrscheinlich in größerer Zahl angetroffen werden. An der Peripherie lagert sehr häufig die Triade, und zwar so, daß zwei Kugeln an die Oberfläche des Kernes stoßen, während die dritte etwas weiter innen zwischen jene beiden tritt. Schon **FROMMANN** [27] sind derartige Gruppierungen aufgefallen, und wir werden bald sehen, daß sie kaum zufällige Erscheinungen sein dürften, um so weniger, als wir bei sämtlichen der von mir bisher untersuchten pflanzlichen Kerne einigen von diesen Konstellationen wieder begegnen werden.

Mehr oder weniger tingiert ist nun aber in meinen Präparaten auch der ganze übrige Inhalt des Nucleus, also das, was man jetzt als »Kernsafteiweiß« (Oxychromatin) zu bezeichnen pflegt. Man bemerkt ja allerdings gelegentlich in meinen Schnittserien Partien innerhalb des Kernes, die beinahe oder ganz farblos geblieben sind und vielleicht als Lücken, mit »Kernsaft« gefüllt, betrachtet werden müssen; in den weitaus meisten Fällen dagegen ist der Grundton des Kernschnittes ein zartes Rosa, das sich in der Nähe der Chromatinkugeln (»Basichromatin«), ganz besonders um die oben erwähnten Chromatingruppen herum, zum Hochrot steigert. — Genau dieselben Beobachtungen, nur in verstärktem Maße, konnte ich später bei Alaunkarmin- und Boraxkarminfärbungen auch bei den pflanzlichen Kernen machen, mit dem Unterschied jedoch, daß mir die letzteren ganz kompakt erschienen, also keine Lücken erkennen ließen, die bloß mit »Kernsaft« erfüllt gewesen wären. Der Grundton war hier im allgemeinen wohl auch deshalb stärker, weil an Stelle des Formalins andere Fixierungsmittel traten, die zu Tinktionen mit Karminfarbstoffen besser geeignet sind. Ich möchte indes auf diese Verhältnisse, welche uns an die Arbeiten von FLEMMING und HEIDENHAIN [128, S. 111] erinnern, erst bei der Besprechung pflanzlicher Kerne etwas näher eintreten.

Diese Plastingrundsubstanz (oder Linin[1] der Autoren) nun ist es, die mich seit Jahren fesselt, mit der ich es bereits im eingangs erwähnten Aufsatz zu tun hatte. Diese Substanz ist bisher fast vollständig vernachlässigt worden zugunsten des aufdringlicheren Chromatins (Basichromatin), und ich habe erfahren, wie schwierig es ist, den Mikroskopiker daran zu gewöhnen, diese »achromatischen« (abasichromatischen, HEIDENHAIN) Kernbestandteile den chromatischen als äquivalent an die Seite zu stellen. Der Nucleus wirkt zunächst auf jeden wie ein Vexierbild — vielleicht auch wie ein Negativ —, und erst wenn sich das Auge lange genug daran gewöhnt hat, schwächer gefärbte Zell- und Kernbestandteile zu verfolgen, sieht es plötzlich Strukturen, die wohl vorhanden, aber dem Suchenden nicht zum Bewußtsein gekommen waren. Mit dem EHRLICH-BIONDIschen Gemisch kann man ja allerdings Dinge zur Anschauung bringen, die sonst nicht oder nur sehr schwer zu sehen wären; aber eine Anwendung dieser Tinktion auf die bereits mit Boraxkarmin durchgefärbten Embryonen war nicht mehr möglich, so daß ich das Verfahren nach EHRLICH-BIONDI erst an pflanzlichen Kernen erproben konnte.

Was nun aber meine Aufmerksamkeit im höchsten Grade fesselte, das waren Fäden oder Stränge, die eine direkte Verbindung herstellen zwischen dem Kerninnern und dem Cytoplasma — »Kernbrücken«, wie ich sie schon einmal bei *Cyclas cornea* Lam. beschrieb.

Die Kerne der Leberzellen der von mir untersuchten Embryonen sind konstant von einem größeren oder kleineren »Hofe« umgeben, von einem Raum, der heller ist, wie der übrige Teil des Zellplasmas. Nun herrscht wahrscheinlich gegenwärtig bei den Zellforschern die Meinung noch vor, daß dieser Hof auf die Einwirkung von Reagenzien zurückzuführen sei. Ich kann diese Ansicht nicht teilen; zugegeben soll werden, daß die Erweiterung dieser Zone nicht selten durch künstliche chemische Eingriffe erfolgt, und bei der Vergleichung lebender und konservierter pflanzlicher Zellen machte ich die Erfahrung, daß in der Tat eine ganze Anzahl von Reagenzien in diesem Sinne wirkt; ebenso überzeugt bin ich aber auch davon, daß die nächste Umgebung der pflanzlichen sowohl wie des tierischen Zellkernes specifische Strukturverhältnisse aufweist, Verhältnisse, die sich aus den dort bestehenden innigen Beziehungen zwischen strukturierten Teilen des Nucleus und denjenigen des Cytoplasmas ergeben, und diese Verhältnisse sind sicher präformiert, also nicht auf die Einwirkung von Reagenzien oder gewisse postmortale Ursachen zurückzuführen. Diese Zone wird unter Umständen schon im lebenden Zustand der Zelle sichtbar, und die Forscher, welche lebende Gewebe untersuchten, haben verschiedentlich darauf aufmerksam gemacht; wir werden auf diesen Punkt weiter hinten noch einmal, und zwar in ähnlicher Weise, zu sprechen kommen, wie dies bereits in der Arbeit über *Cyclas* (S. 374) geschehen ist.

---

[1] Ich folge hier der Bezeichnung HEIDENHAINS in seinem Werke »Plasma und Zelle«.

Durch diesen »Hof« hindurch gehen nun radiär vom Kern aus jene obengenannten Fäden. Die »Kernbrücken« sind also auch bei menschlichen Zellen vorhanden, und zwar sind es durchaus nicht Artefakte, sondern präformierte, fädig strukturierte Bestandteile.

Ich habe in den Fig. 1—18 der Taf. I einige Beispiele von Schnitten durch Kerne von Leberzellen möglichst genau gezeichnet, in den Fig. 1—4 unter Nachahmung der Karminfärbung. Die aus den Nuclei austretenden Fäden sind im Querschnitt rundlich. Bei schief auf- oder absteigenden Kernbrücken erkennt man dies ganz deutlich; aber auch da, wo die Strukturen ihrer ganzen Länge nach im optischen Querschnitt liegen, beweist das rasche Verschwinden derselben bei leisester Bewegung der Mikrometerschraube, daß sie nicht etwa breite Bälkchen sind. Sie verjüngen sich ganz deutlich vom Kern gegen das Cytoplasma hin, so daß es, genau genommen, nicht cylindrische, sondern schwach konische Elemente sind, wie schon in der Arbeit über *Cyclas* betont wurde.

Der Inhalt dieser Kernbrücken ist ganz deutlich gefärbt, und zwar genau so, wie die Grundsubstanz des Kernes, in der die Chromatinkugeln eingelagert sind. Es kann sich also kaum um hohle Gebilde, um Röhren handeln; sie sind so wenig hohl wie das Kerninnere, mit dem jene Fäden in offener Kommunikation stehen.

Eine Polarität dieser Gebilde am Kern ist nicht vorhanden, wenigstens ist sie mir bis jetzt nicht in einem einzigen Falle zum Bewußtsein gekommen; ich sehe die Fäden im Flächenbild des Kernes in besonders günstigen Fällen vielmehr ringsum auftreten. Dagegen kann ich sie nicht auf jedem Schnitt nachweisen; in erster Linie wohl deshalb nicht, weil in diesen Schichten keine Kernbrücken liegen, oder weil der Schnitt die Struktur nicht in ihrer Längsausdehnung traf, so daß ihre Anwesenheit nicht mehr mit Sicherheit konstatiert werden kann. Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß ein und derselbe Kern in seinen verschiedenen Alters- und Entwicklungsstadien eine verschieden große Zahl von Kernbrücken aufweist; denn die Beobachtungen, die ich bei pflanzlichen Kernen machen konnte, legten mir die Vermutung sehr nahe, daß der Nucleus ein viel labileres Gebilde ist, als man bis jetzt wohl allgemein anzunehmen geneigt war. — Gezeichnet und als Beleg für diese Abhandlung verwendet wurden nur unzweifelhaft sichere Fälle, in denen die Strukturen genau im optischen Querschnitt lagen und ohne Unterbruch in den Kern eintraten; und dies zweifellos nachzuweisen, war mir in Tausenden von Fällen möglich.

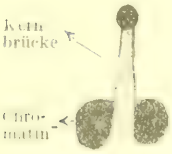
Die Kernbrücken der Leberzellen erscheinen mir nicht immer gleich stark; dieser Unterschied fällt nicht nur auf an den verschiedenen Kernen desselben Gewebes — die Strukturen differieren unter Umständen auch an dem einzelnen Nucleus. Es ist übrigens möglich, daß das nur scheinbare Differenzen sind; denn ich kann mir vorstellen, daß die Längsschnitte durch die Kernbrücken verschieden stark ausfallen, je nachdem das Messer den Faden mehr oder weniger günstig trifft. Dagegen möchte ich fast glauben, daß die Kernbrücken pflanzlicher Kerne — wenigstens so weit meine Beobachtungen reichen — durchweg robuster sind und leichter demonstriert werden können, wie in tierischen Geweben. Vergessen wollen wir jedoch nicht, daß von pflanzlichen Objekten fast durchweg großkernige Zellen zur Untersuchung ausgewählt wurden und daß die Präparationsmethoden zum Teil andere waren wie bei *Cyclas* oder den embryonalen Leberzellen, so daß diese Frage erst dann einigermaßen befriedigend gelöst werden kann, wenn noch mehr Vergleichsmaterial aus der tierischen Reihe vorliegt. — Mit Nachdruck muß ich jedoch auch hier darauf hinweisen, daß es sich in den Kernbrücken keineswegs um Strukturen handelt, die über oder unter dem Kerne hinweggehen; diese Fäden liegen vielmehr genau auf der Höhe der randständigen Chromatinschollen des Schnittes, die immer an der Basis jener Kernbrücken angetroffen und auf die wir gleich noch zu sprechen kommen werden; in aller Schärfe tauchen sie mit diesen Chromatinelementen auf und verschwinden auch mit ihnen wieder. — Häufig sieht man auch Fäden den Hof durchziehen, die nur bis an den Kernkontur reichen und mit ihm zu verschmelzen scheinen, ohne daß es möglich wäre, sie weiter gegen das Kerninnere hin zu verfolgen. Es sind dies wohl zum größten Teil tiefer liegende Kernbrücken, die auf dem Schnitt nicht getroffen wurden und deren Mündung in die Grundmasse des Nucleus deshalb nicht nachweisbar ist.

Eine Verzweigung der Kernbrücken innerhalb des Hofes habe ich bis jetzt in keinem Falle konstatieren können; dagegen tritt dieselbe etwa auf im Bereich der Waben des Cytoplasmas, wie dies in

Fig. 3, Taf. I zu sehen ist. — Die Fäden verlaufen — so viel ich bis jetzt gesehen — meistens gerade; unter Umständen dagegen sind sie mehr oder weniger gebogen (Fig. 5, Taf. I).

Höchst interessant sind Anfang und Ende der Kernbrücken. Es wurde schon mehrfach betont, daß diese Strukturen aus der Grundmasse des Nucleus hervorgehen; aber die Basis dieser Fäden, also die Stelle, wo sie den Kern verlassen, ist ausnahmslos umstellt von rundlichen Chromatinbrocken. Dieses jedenfalls sehr wichtige Moment kam mir während der Untersuchung der Zellen von *Cyclas cornea* noch nicht zum Bewußtsein, und ich habe ihm deshalb dort im Textteil keine Beachtung geschenkt. Erst beim Studium der embryonalen Leberzellen des Menschen fiel mir diese interessante Erscheinung auf, und sie wiederholt sich bei sämtlichen pflanzlichen Kernen da, wo ihre Kernbrücken entspringen. Prüft man indes die Tafel XXV der *Cyclas*-Arbeit etwas genauer, so wird man bemerken, daß diesem Umstand unbewußt schon dort Rechnung getragen wurde; denn immer treten die Strukturen auch dort zwischen Chromatinballen hervor.

Auf dem Schnitt sieht man häufig nur zwei solche kugelige Chromatinelemente, links und rechts von der Kernbrücke postiert, da wo letztere dem Nucleus entsteigt (Fig. 8, 9 usw.). Sie lehnen sich eng an den deutlich doppelt konturierten Faden an und sind auf dieser Seite oft abgeplattet, genau so, wie dies die nebenstehende Textfigur 1 stark vergrößert zeigt. Nicht selten dagegen gewahrt man drei Chromatinkugeln am Fuß der Kernbrücke (Fig. 2, 5, 7 usw. u. Textfig. 2), und es sieht dann aus, als ob die Strukturen in diesen Chromatinschollen wurzeln würden, wie ein Baum im Boden wurzelt. Auch in jenen Fällen, in denen bloß zwei Chromatinkörperchen an der Basis der längs geschnittenen Kernbrücke stehen, möchte die Wurzel des Fadens von drei oder mehr Chromatinkugeln umstellt gewesen sein, von denen einige durch den Schnitt entfernt wurden. Oft umgibt aber auch das Chromatin den Fuß der Struktur so dicht, daß letztere ringsum abgeschlossen erscheint (Fig. 46, Taf. II).



Textfig. 1.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einmal mit allem Nachdruck darauf aufmerksam zu machen, daß die Kernbrücken, die ich sehe, nicht in die Chromatinschollen der Kernperipherie münden, sondern immer zwischen ihnen durchgehen und in die Grundmasse des Kernes eintreten. Fäden, welche aus dem Chromatin des Nucleus entspringen und in das Cytoplasma übergehen, habe ich bis jetzt nicht konstatieren können, und Fälle, die dem Mikroskopiker derartige Verbindungen wahrscheinlich machen, sind — soweit wenigstens meine langjährigen Beobachtungen lehren — immer so zu erklären, daß es sich hier entweder um Wandungen des Cytoplasmanetzes handelt, die unter dem Kerne durchgehen, oder dann um tiefer liegende Strukturen, auf die jene Chromatinelemente projiziert werden. In diesem Punkte bin ich ganz mit FLEMMING einig, der auf S. 171 seines Werkes »Zellsubstanz, Kern und Zellteilung« zu dieser Frage Stellung nimmt. Er sagt dort:

»Für die Physiologie des Kerns ist jedenfalls, außer der Existenz dieser Grenzschichten überhaupt, die Frage die wichtigste, ob auch noch in der eigentlichen (achromatischen) Membran Lücken existieren, durch welche Substanzbrücken den Kerninhalt mit der Zellsubstanz verbinden könnten oder durch welche Flüssigkeiten frei strömen könnten.

Ich sehe aber keinerlei Grund, eins oder das andere anzunehmen. Da FROMMANN von seinen ersten Arbeiten an das Hinaustreten von Strängen aus dem Kern in die Zellsubstanz verschiedentlich beschrieben hat und KLEIN sich ihm angeschlossen hat, so habe ich fortwährend möglichste Aufmerksamkeit darauf gewandt, mit allen Mitteln auf derartige Vorkommnisse zu achten. Mein Resultat ist aber jetzt wie früher, daß ich nichts davon sehen kann, weder an frischen Objekten ... noch bei den verschiedensten Reagenzienbehandlungen und Tinktionen. Der Kern setzt sich überall mit seiner Membran scharf nach außen ab, und wo es hie und da erscheint, als ob ein Fädchen in der Zellsubstanz an dieser Grenze die Fortsetzung eines der chromatischen Stränge im Kern bildet, da läßt sich dieses doch gewiß nicht behaupten, denn die Zellfäden wie die Kernstränge ziehen in eng gewundenen und geknickten Richtungen und zwischen beiden liegt eben die scharfe Kernwand, die keinerlei Lücken zeigt. ... An Präparaten mit Kerntinktion, wie es das unten zitierte ist, kommt hinzu, daß die intranucleären Stränge bis zur Kernmembran scharf und dunkel sind, außen von der Membran aber die Färbung an dieser scharf abbricht; die Fäden in der Zellsubstanz haben einen viel blasseren Farbenton ...«

FLEMMING hat aber — wie mir scheint — übersehen, daß FROMMANN nicht nur von Fäden spricht, die aus Körnchen des Nucleus hervorgehen, sondern auch von solchen, die »frei« aus dem Kern (d. h. doch wohl aus der Substanz zwischen den Körnchen [des Chromatins]) entsprangen (s. Abschnitt Literatur, S. 90 usw).

Unzweifelhaft besteht nun eine innige Beziehung zwischen den

Kernbrücken und dem peripher gelegenen Chromatin des Kernes und ich bin fest davon überzeugt, daß die wandständige Lage des Chromatins, die dem Zellenforscher so oft auffällt, die Existenz jener Strukturen bedingt. Mehrt sich in einem Nucleus das peripher gelegene Chromatin, so sind auch die Kernbrücken leichter nachzuweisen, und zwar wohl deshalb, weil sie alsdann in größerer Zahl vorhanden sind; ist aber das wandständige Chromatin spärlich, so sind auch Verbindungsfäden zwischen Kern und Cytoplasma schwieriger aufzufinden; denn in keinem einzigen Falle habe ich die Basis einer Kernbrücke frei von Chromatinschollen oder auch nur einseitig davon begrenzt angetroffen.

Ich vertrete — wie man sieht — die Meinung, daß die Kernbrücken infolge der peripheren Lagerung des Chromatins angelegt werden, daß also die Erzeugung von Verbindungsfäden zwischen Nucleus und Cytoplasma erst eine Folgeerscheinung des an der Kernoberfläche sich gruppierenden Chromatins ist; aber wie sich auch hier Ursache und Wirkung noch verschieben mögen, so bleibt doch sicher eine bis dahin kaum geahnte Relation zwischen dem Kern und dem übrigen Zellkörper aufgedeckt.

Zu einer der meinigen entgegengesetzten Idee über den ursächlichen Zusammenhang zwischen der wandständigen Lagerung des Chromatins und fädigen Strukturen kommt FARMER [115]. Er sagt: »Aber außer diesen, dem Kern entstammenden Lininfäden, welche die Chromosomen ziemlich unregelmäßig miteinander verbinden, ist noch eine andere, gleichfalls den Chromosomen anhaftende Substanz vorhanden, die sie vielfach mit der Kernwand verbindet. Diese Substanz, die gleichfalls Fäden oder Streifen bildet, entstammt, meiner Ansicht nach, dem Cytoplasma, welches durch die Kernwandung in die Kernhöhle eingedrungen ist. Allerdings gelang es mir nicht, durch Reagenzien die Nuclearfäden von den Cytoplasmafäden scharf zu sondern, die beide den Chromosomen angeheftet sind, aber die Lagenverhältnisse der beiden Substanzen erscheinen ausschlaggebend. Die von mir als cytoplasmatisch betrachteten Fäden haften mit einem Ende der Kernwandung an, und in den Fällen, in denen es gelang, die Kernwandung schwach von dem übrigen Protoplasma abzuheben (durch Kontraktion), zeigten sie sich durch feine, den vacuolisierten Raum überbrückende Fäden mit dem Cytoplasma in Verbindung. Es ist, wie ich glaube, hauptsächlich — wenn nicht ausschließlich —, der contractilen Wirkung dieser Cytoplasmafäden, die sich ihren Weg in den Zellkern hineingebahnt haben, die wandständige Lage der Chromosomen in diesen frühen Stadien[1] zuzuschreiben.«

Farmers Ansicht, daß sich ein Kontakt zwischen Kern und Cytoplasma vermittels fädiger Strukturen erst auf gewissen Teilungsstadien des Nucleus anbahnen, kann ich allerdings nicht unterstützen, weil ich derartige Beziehungen bereits im ruhenden Stadium der tierischen sowohl wie der pflanzlichen Zelle nachzuweisen imstande bin. Ebensowenig trifft die Behauptung Farmers, die Fäden des Cytoplasmas, welche den Chromosomen anhaften, seien in den Kern hineingewachsen, das Richtige. Wenn, was ich bereits als das Wahrscheinliche bezeichnet, die Zahl solcher den Kernhof überbrückender Fäden wirklich variiert, so ist es wohl der Nucleus, der die unter Umständen auf ein Minimum reduzierten Kernbrücken wieder vermehrt; denn letztere verjüngen sich nach außen, nicht nach innen, was sie doch offenbar tun würden, wenn sie vom Cytoplasma gegen den Nucleus hin gewachsen wären; sie stehen ferner mit der Grundmasse des Kernes in offener Kommunikation, während sie nach der Seite des Cytoplasmas durch ein Körnchen quasi verstopft erscheinen, und endlich wäre auch ihre eigenartige, aber konstante Lagebeziehung zu den Chromatinschollen nach Farmers Ansicht schwer zu erklären.

Farmer vertritt — wie mir scheint — den Standpunkt, daß die contractilen Substanzen eo ipso dem Cytoplasma angehören, und deshalb in den Kern heineinwandern müssen, falls hier contractile Funktionen ausgelöst werden sollen. Und diese Annahme Farmers wäre mir auch sehr wohl verständlich; denn sie würde nur die Konsequenz davon sein, daß man dem Plastingerüst des Kernes bis in die allerletzte Zeit zuwenig Beachtung geschenkt, aber sie trifft, wie wir jetzt wissen, nicht zu, und das Ehrlich-Biondische Farbengemisch gibt uns an, daß auch der Kern mehr oder weniger — unter Umständen sogar reichlich — oxychromatisches Material enthält.

Gegen die Behauptung, daß die aus dem Cytoplasma durch den Kernhof tretenden Fasern dem Chromatin anhaften, habe ich bereits Verwahrung eingelegt.

In der Arbeit über *Cyclas* habe ich mich insofern getäuscht, als ich annahm, die Kernbrücken möchten sich nach ihrem Eintritt in den Nucleus dort in ähnlichen schwer färbbaren (abasichromatischen) Bahnen fortsetzen. Ich kann derartige intranucleäre Fortsetzungen in den Kernen der Leberzellen nicht mehr sehen und glaube auch nicht.

---

[1] Der Teilung (St.).

daß sie bei *Cyclas* existieren, deren Schnitte ich daraufhin einer Revision unterzog.

Höchst charakteristisch ist nun auch das andere, im Cytoplasma liegende Ende der Kernbrücken. Der sich allmählich gegen außen etwas verjüngende Faden endet genau an der Grenze des »Hofes« und sein Ende ist dort scharf markiert durch einen dunklen Punkt, der dem Mikroskopiker sehr viel schneller auffällt, als sein Verbindungsstrang mit dem Kern. In der Arbeit über *Cyclas* wurde bereits — wenn auch vielleicht nicht nachdrücklich genug — auf diese Stelle hingewiesen (loc. cit. S. 374). Man betrachte nunmehr genau die Mikrophotographie (Fig. 19, Taf. I), und zwar den größten Kern des Gesichtsfeldes; er liegt etwas rechts unterhalb der Mitte. In der unteren rechten Ecke desselben erkennt man sofort — trotz der mangelhaften Schärfe der ganzen Platte[1] — unweit des Kernrandes zwei schwarze Punkte und bemerkt ferner auch, daß der obere dieser beiden Punkte das Ende einer Kernbrücke markiert, die auf der Photographie leidlich sichtbar ist und — wie oben beschrieben — zwischen zwei ziemlich gut wahrnehmbaren Chromatinklümpchen aus dem Kern hervortritt. — Der zweite (untere) Punkt repräsentiert ebenfalls das äußere Ende einer Kernbrücke, doch ist diese selbst vom Schnitt nicht gut getroffen worden. Es kommt übrigens sehr oft vor, daß man bloß diesen Punkt in der Nähe der Kernperipherie wahrnimmt, sei es nun, daß die dazu gehörige Kernbrücke zu tief oder zu hoch liegt, oder endlich durch den Schnitt entfernt wurde. Dagegen kann natürlich auch der entgegengesetzte Fall eintreten: Der Endpunkt einer Kernbrücke kann nicht oder nur undeutlich gesehen werden, weil er nicht in die Schnittebene fällt. Immer aber gehören beide, Kernbrücke und jener Punkt, zusammen, wie dies ja auch aus den andern Figuren (1—18) der Taf. I hervorgeht.

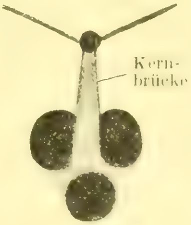
Da, wo sich eine Kernbrücke etwa gabelt, wie dies in Fig. 3 der Fall ist, liegt der dunkle Punkt nicht etwa an der Gabelungsstelle des Fadens, sondern je am Ende seiner beiden Äste, also wiederum da, wo das Cytoplasma beginnt.

Nähere Auskunft über die Art der Tinktion dieses Endpunktes der Kernbrücken konnte ich hier nicht erhalten, das ermöglichte erst die Anwendung des Ehrlich-Biondischen Farbengemisches; immerhin will ich nicht unterlassen, in Erinnerung zu bringen (s. S. 10), daß auch die Chromatinkugeln und -schollen schwärzlich tingiert sind, so daß möglicherweise einige Verwandtschaft zwischen dem Chromatin und der Substanz jener Punkte bestehen könnte. — Mit bloßen Kreuzungsstellen von Fäden oder Wabenwänden oder mit Projektionen von senkrecht stehenden Kanten auf die Unterlage haben wir es in diesen Endabschnitten der Kernbrücken unter keinen Umständen zu tun, dagegen spricht schon ihre relative Dimension; aber auch der färberische Effekt — soweit ich denselben bis jetzt an pflanzlichen Zellen und bei *Cyclas cornea* zu verfolgen vermochte — weist eine solche Annahme kategorisch zurück.

---

[1] Besser ist die Mikrophotographie (Fig. 82) eines pflanzlichen Kernes gelungen (s. S. 116).

Hier nun, an diesen schwarzrot tingierten Endpunkten der Kernbrücken setzt sich das Netzwerk des Cytoplasmas an, bzw. gehen die relativ dicken, den Hof durchziehenden Fäden in die zarten Wabenwände der Zelle über. In oft wunderbarer Schärfe (s. Fig. 1—4 usw.) sieht man von jenem Kernbrückenende aus feine Striche als Seiten von Polyedern (Sechsecken, Fünfecken usw.) abgehen. Ich habe diese Stellen sehr genau und lange untersucht und (auf dem Flächenbild) häufig zwei Linien divergieren sehen, wie es die nebenstehende Textfig. 2 zeigt; auch auf der Mikrophotographie Fig. 19 erkennt der aufmerksame Beobachter unschwer die zwei zarten Strichelchen, welche vom Endpunkte der Kernbrücke abzweigen. Nicht selten dagegen bemerkte ich auch deren drei (Fig. 5, 10 usw.), welche aber nicht in einer Ebene liegen, und ich glaube, daß dies die Regel ist, daß also in den vorher genannten Fällen eine solche Kontur durch den Schnitt entfernt wurde oder aus irgendwelchen andern Gründen dem Auge des Mikroskopikers entging. An einigen Orten (Fig. 8) wollte es mir scheinen, als ob von dem dunkeln Endpunkt der Kernbrücke mehr als drei Linien ausgehen würden. Ich könnte mich aber in diesem Punkte irren und glaube dies besonders deshalb, weil ich nachher in den sehr deutlichen Präparaten pflanzlicher Objekte in keinem Falle mehr wie drei Striche von jenem Punkte der Kernstruktur aus divergieren sah.



Textfig. 2.

In meinem Aufsatz über *Cyclas cornea* heißt es S. 374: »Die gemachten Beobachtungen erklären auf sehr einfache Weise die Bildung des »Hofes«, der in so vielen Fällen den Kern umgibt und meistens präformiert sein dürfte, d. h. nicht erst auf die Einwirkung von Reagenzien zurückzuführen ist: Es ist die Zone zwischen der Kernoberfläche und denjenigen Punkten, bei denen die Verzweigung der ‚Brücken' beginnt.« Die Erfahrungen, die ich bei der Untersuchung der embryo nalen Leberzellen des Menschen machen konnte, stimmen genau überein mit diesen Beobachtungen an *Cyclas*-Kernen; auch bei pflanzlichen Kernen werden wir auf ganz ähnliche Verhältnisse stoßen.

Dagegen kann ich eine andre Bemerkung auf S. 374 meiner *Cyclas*-Arbeit nicht bestätigen. Es betrifft dies folgende Stelle:

»Auch zum ‚Wabenbilde‘ passen meine Präparate, wie man sieht, nicht; die ‚Brücken‘ erzeugen vielmehr je ein reichverästeltes Bäumchen, welche untereinander wahrscheinlich anastomosieren ...« Ich bin, nach gründlicher Besichtigung sämtlicher neuen Präparate, vielmehr zur Überzeugung gekommen, daß die Cytoplasmastruktur der ruhenden Zelle, so weit ich sie gegenwärtig zu verfolgen imstande bin, am ehesten zum Wabenbilde passen dürfte. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß mir die Struktur des Cytoplasmas durch die Schaum- oder Wabentheorie BÜTSCHLIS erklärt sei; ich habe vielmehr nur die äußere Ähnlichkeit zwischen der Cytoplasmastruktur und der Schaumstruktur hervorheben wollen und verkenne — trotzdem mir die Zelle jetzt als ein viel labileres Gebilde erscheint wie früher — auch gegenwärtig die großen Schwierigkeiten keineswegs, die einer Erklärung der Cytoplasmastruktur durch BÜTSCHLIS Theorie im Wege stehen. Eine Protoplasmastruktur aber kann BÜTSCHLIS Schaumstruktur — meiner Ansicht nach — erst recht nicht sein. Denn abgesehen davon, daß — worauf schon HERTWIG in seinem Buche »Die Zelle und die Gewebe« (1893, S. 20) hinweist — die Wabentheorie auf gewisse Kernbestandteile nicht zutrifft und die unzweifelhaft fädigen Anordnungen bei Kernteilungsfiguren nicht zu erklären vermag, hat sie auch keinen Platz für die »Kernbrücken«, die zweifellos existieren und durchaus fädiger Natur sind.

Vorherrschend in der Dreizahl, wie sie von den Kernbrücken-Endpunkten divergieren, treten die Wabenwände auch im übrigen Cytoplasma zusammen; ob diese Regel ohne Ausnahmen ist, kann ich nicht sagen, ich habe jedoch nur in einer sehr kleinen Zahl von Fällen zwei oder vier Wände sich treffen sehen. Ebenso scheinen sich die schwarzroten Punkte, die wir am Ende der Kernbrücken beobachteten, im Protoplasmanetz der Zelle häufig zu wiederholen; wenigstens bemerkte ich außerordentlich oft jenen ähnliche, Microsomen genannte Gebilde in den Ecken der Schaumwaben und halte dafür, daß beide Organe identisch sind[1]. So wenig also die Endpunkte der Kernbrücken bloße Kreuzungspunkte von Fäden usw. darstellen, so wenig trifft dies zu für die Microsomen — sie müßten sonst in jeder Ecke einer Wabe auftreten, was bekanntlich nicht der Fall ist. Die Bilder, welche ich in dieser Beziehung in meinen Präparaten gesehen und in den Fig. 1—18 zur Anschauung gebracht, stimmen vollständig überein mit der Zeichnung, die SCHAUDINN vom Wabenbau der Amöbensarcode entworfen (vgl. V. HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, 1899, S. 16).

---

[1] Die Endpunkte der Kernbrücken scheinen mir jedoch im allgemeinen größer und daher auffälliger zu sein wie die gewöhnlichen Microsomen.

Die Endpunkte der Kernbrücken und die im Cytoplasma zerstreut sich findenden Microsomen halte ich aus gewissen Gründen, auf die ich weiter hinten zu sprechen komme, für diffus in der Zelle verteiltes Chromatin (Basichromatin), welches dem Kern entstammt; eine Auswanderung von Kernsubstanz in das umgebende Cytoplasma wird auch von WEISMANN, DE VRIES, O. HERTWIG und B. HATSCHEK [130] tatsächlich angenommen.

Diejenigen Wandungen der Waben, welche unmittelbaren Anschluß an die Endpunkte der Kernbrücken finden, erscheinen mir oft etwas robuster und daher leichter sichtbar, wie die andern Wabenwände, so daß ein eigenartiges, rädchenähnliches Gebilde entsteht, in dessen Mittelpunkt jener Endpunkt der Kernstruktur liegt. Der Inhalt dieser Partie erreicht in diesem Falle die Helligkeit des Hofes (Fig. 5, 8, 10).

II. Beobachtungen an pflanzlichen Zellen.

Bis zum Abschluß dieser Arbeit war untersucht die Epidermis von:

1) Polypodium vulgare,
2) Ophrys muscifera,
3) Iris spec.,
4) Amaryllis spec.,
5) Paris quadrifolia,
6) Lilium Martagon,
7) Hemerocallis flava,
8) Aconitum spec.,
9) Tradescantia virginica,
10) Helleborus viridis,
11) Funkia ovata,
12) Lathyrus vernalis,
13) Sambucus nigra,
14) Colchicum autumnale; ferner

Anthere und Stempel

15) von Lilium Martagon (von diesem Objekt allein stehen mir über 12 000 Schnitte zur Verfügung),
16) Fritillaria imperialis,
17) Uvularia grandiflora,
18) Helleborus viridis,
19) Iris pseudacorus,
20) Leucojum aestivum,
21) Convallaria majalis,
22) Dictamnus alba,
23) Polygonatum multiflorum,
24) Nuphar luteum,
25) Paeonia arborea,
26) Tradescantia virginica.
27) Lilium croceum,
28) Scilla sibirica,
29) Orchis maculata,
30) Narzissus poeticus,
31) Hemerocallis fulva,
32) Hemerocallis flava,
33) Digitalis purpurea,
34) Fritillaria persica,
35) Gladiolus communis,
36) Amaryllis formosissima.

Von Fixierungsflüssigkeiten wurde benutzt:

1) Absoluter Alkohol,
2) Carnoy (6 Alkohol, 3 Chloroform, 1 Eisessig),
3) Chromsäure 1%ig,
4) Flemmings starkes Gemisch
(1% Chromsäure 15 Vol. Teile,
2% Osmiumsäure 4 » »
Eisessig 1 » »),
5) verschiedene Sublimatlösungen.

Zu Färbungen wurden verwendet:

1) Alaunkarmin (nach Grenacher),
2) Boraxkarmin,
3) Methylenblau-Eosin,
4) Safranin,
5) Gentiana,

6) Methylgrün,
7) Safranin + Lichtgrün,
8) Hämatoxylin nach HEIDENHAIN (mit Eisenammonalaun) als regressives Verfahren und ganz besonders
9) die EHRLICH-BIONDIsche Lösung zur electiven Färbung.

Die Figuren wurden so genau, als es mir nur möglich war, entworfen. ABBES Zeichnungsapparat, den ich aus jahrzehntelanger Erfahrung zu schätzen weiß, versagte zwar angesichts der feinsten Details, die ich im Mikroskop sah und zeichnerisch zu fixieren trachtete. Ich kann also nicht garantieren, daß jedes Chromatinelement und jeder Lininfaden präzis an der Stelle liegt, wohin er zu liegen gekommen wäre, wenn man ein mathematisch genaues Bild des betreffenden Kernes hätte herstellen können, aber ich gab mir die größte Mühe, jede Kernindividualität so sicher zu treffen, daß sich aus dem Bild des Nucleus ein Schluß auf die Epidermis, bzw. die Pflanze, welcher er entstammte, ziehen ließ. — Das erscheint vielleicht vielen als ein eitles Unterfangen. Und doch dürfte, meiner Meinung nach, diese Möglichkeit bestehen; wenigstens war ich nach längerer Bekanntschaft mit den verschiedenen Kernen der von mir untersuchten Pflanzenarten imstande, ohne weiteres anzugeben, ob der Nucleus, der im Gesichtsfeld des Mikroskopes lag, einer Funkia, dem Polypodium oder einer Tradescantia usw. angehöre, und ich glaube, daß es mir bis zu einem bescheidenen Grade gelungen ist, die oft beträchtlichen, oft weniger auffälligen, aber immer vorhandenen individuellen Differenzen der Kerne verschiedener Pflanzenarten im Bilde zu fixieren. Jeder aufmerksame Beobachter wird z. B. bemerken, daß die Kerne der Fig. 20 bis und mit 27 zusammengehören. Sie entstammen alle der Epidermis von Polypodium vulgare und stimmen miteinander überein, trotzdem sie verschieden fixiert sind: 20 und 21 mit absolutem Alkohol, 22 und 24 mit 1%iger Chromsäure, 23 und 26 mit FLEMMINGscher Lösung, 25 mit CARNOYS Mischung und 27 mit Sublimat. — Ganz anders sehen die Kerne der Fig. 32—34 aus, die selbst der Nichteingeweihte wohl sofort einer andern Pflanze zusprechen würde: Alle drei Kerne gehören der Epidermis von Funkia ovata an usf.

Einen sehr ausgiebigen Gebrauch machte ich — wie schon eingangs betont — von der Untersuchung lebender Objekte. Gerade das Bedürfnis, die fixierten Kerne auch im lebenden Zustand so viel als möglich kennen zu lernen, veranlaßte mich, zunächst die Epidermis pflanzlicher Blätter als Untersuchungsobjekt zu wählen, und bei vielen Arten ist dieselbe sehr leicht vom Blatte abzuziehen.

Sämtliche in dieser Abhandlung gezeichneten Epidermis- und Spaltöffnungszellen sind zuerst im lebenden Zustand untersucht worden, und jede Zeichnung, die ich von einem fixierten Kern entwarf, wurde mit dem lebenden Zustand desselben verglichen. Die Untersuchung lebender Objekte, so unvollständig sie auch an und für sich bleiben mag, liefert uns ausgezeichnete Vergleichswerte, und ich bin der Meinung, daß in den letzten Jahrzehnten das Studium lebender pflanzlicher und tierischer Gewebe sehr zu unserm Schaden vernachlässigt worden ist, und daß es außerordentlich verdienstvoll wäre, das Auge des jungen Mikroskopikers wieder etwas mehr an das Schauen solcher Dinge zu gewöhnen, welche nicht durch die ganze chemische Küche hindurchgegangen sind.

Einzelne Forscher — ich nenne z. B. Korschelt — ziehen zwar auch jetzt noch lebende Zellen und Gewebe in den Kreis ihrer Untersuchungen; aber früher war dies mehr üblich, und Frommann, Leydig, Strasburger und Flemming dürften in dieser Beziehung geradezu vorbildlich sein. — Und es ist wohl nicht Zufall, daß gerade diejenigen Forscher, welche die größte Übung im mikroskopischen Schauen lebender Gewebe besaßen, auf Dinge hinwiesen, welche die andern nicht sahen, oder die ihnen wenigstens nicht zum Bewußtsein kamen: Bei mikroskopischen Übungen am lebenden Material wird das Auge nicht nur außerordentlich geschärft, es bleibt auch bei fortwährender Vergleichung zwischen lebenden und fixierten Geweben am besten vor Einseitigkeiten und Täuschungen bewahrt.

Ich habe mich zwar immer bemüht, das Gesichtsfeld des Mikroskopes möglichst zu beherrschen; aber die Strukturen, über die ich im Jahre 1903 zuerst berichtete, kamen mir doch erst zum Bewußtsein, nachdem ich monatelang die Flimmerbewegung in den Kiemen von *Cyclas cornea* verfolgt und zu diesem Zweck eine Fülle lebenden Materials mir angesehen hatte. Diese Untersuchungen und das nachträgliche Auffinden der sog. »Kernbrücken« möchten sich also zueinander verhalten wie Ursache und Wirkung.

Während in den 60er, 70er und zum Teil 80er Jahren des vergangenen Jahrhunderts zahlreiche Forscher — vor allen Frommann und Leydig — wiederholt und mit Nachdruck auf direkte Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma und auf Poren in der Membran des Nucleus hinwiesen, verstummten diese Stimmen später mehr und mehr, und zwar — wie mir scheint — genau in dem Maße, wie die Untersuchung frischer Gewebe zurückgedrängt wurde und die verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten und -gemische zur Herrschaft gelangten.

Allgemein bekannt ist ferner, daß FLEMMING seine Ansichten über die Kontinuität der Kernmembran allmählich änderte, und während er später entschieden für eine geschlossene Membran eintrat, zeichnete er die Kernkontur anfangs nicht selten unterbrochen. Man sehe sich z. B. die Fig. *Db* auf S 101 seines Werkes »Zellsubstanz, Kern und Kernteilung« (1882) an und lese den Text auf S. 100: »Diese Substanz (Kerngerüst, Kernnetz) ist bei den meisten Kernformen angeordnet als ein verästeltes Strangwerk, das den Kern durchsetzt und an seinem Umfange angreift, indem sich die Balken hier entweder zu einer dünnen, zusammenhängenden Wandschicht ausbreiten, oder nur eine durchbrochene solche Schicht bilden. Taf. V, Fig. 81 u. 82.«

Oder man lese auf S. 166 seines Werkes: »In früheren Arbeiten habe ich den Ausdruck Kernmembran ganz in dem weiten Sinn gebraucht, der im Eingang dieser Sätze bezeichnet wurde, also als Ausdruck dafür, daß überhaupt eine äußere Grenzschicht am Kern vorhanden ist. Diese Schicht habe ich damals als tingierbar, somit als periphere flächenhafte Ausbreitung der chromatischen Gerüstbalken beschrieben, denn dies ist der Eindruck, den sie an den meisten Kernarten . . . macht. Nähere Untersuchung mit den neuen Linsen und dem Beleuchtungsapparat ergab mir aber vor 2 Jahren, daß an manchen Kernarten die tingierbare Wandschicht nicht ganz kontinuierlich, sondern von kleinen Unterbrechungen durchsetzt erscheint.«

Ohne Zweifel hat aber FLEMMING ursprünglich mehr gesehen wie später, und die Kerne, die eine unterbrochene Kontur besitzen, sind sicher richtiger gezeichnet wie diejenigen, deren Peripherie durch eine kontinuierliche Membran abgegrenzt erscheint. — Diese Schwenkung FLEMMINGS, die faktisch einem Sichentfernen von den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, kann ich mir jetzt dadurch erklären, daß ich annehme, FLEMMING habe nach und nach seinen Fixierungsgemischen mehr Raum gewährt wie früher und — so sehr er auch ursprünglich die Notwendigkeit der Untersuchung lebender Gewebe betonte — diese zugunsten der Fixierungsmethoden zurückgedrängt.

Unverständlich bleibt mir die Tatsache, daß STRASBURGER an jenen oben genannten Strukturen achtlos vorbeigehen konnte, trotzdem in pflanzlichen Geweben die Kernbrücken offenbar leichter nachzuweisen sind wie in tierischen und trotzdem er in seinem Werke »Zellbildung und Zellteilung« beinahe auf jeder Tafel zeichnerisch darauf hinweist, wie das Protoplasma der Zelle strahlig um den Kern herum sich gruppiert.

Ich selbst habe zwar zuerst, nachdem mir an fixiertem Material die Kernbrücken bekannt geworden, daran gezweifelt, daß man derartige feine Strukturen im lebenden Gewebe zu unterscheiden imstande sei; nachdem ich aber seit nunmehr 15 Jahren — zum Teil auf dem Felde der Reblausforschung, zum Teil aber auch auf rein cytologischem Gebiete — Übung in der Besichtigung lebender Objekte mir verschafft, gestehe ich ein, daß bei geeigneter Auswahl der Gewebe die Verbindungsfäden zwischen Kern und Cytoplasma in lebenden Zellen wirklich gesehen werden können.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an pflanzlichen Zellen wurden samt den dazu gehörigen Präparaten der am 28. und 29. Dezember 1908 in Lausanne tagenden schweizerischen zoologischen Gesellschaft vorgelegt. Ich darf mich vielleicht bei diesem Anlaß darauf berufen, daß sämtliche Forscher, welche meine Präparate prüften — ich nenne nur die Professoren JUNG-Genf, BLANC-Lausanne, ZSCHOKKE-Basel, STUDER-Bern, HESCHELER-Zürich —, dieselben als tadellos bezeichneten und die Verbindungsstränge zwischen Kern und Cytoplasma — die Kernbrücken — mit Leichtigkeit sehen konnten.

Ausgezeichnet bewährt hat sich bei allen von mir bis jetzt untersuchten pflanzlichen Objekten der absolute Alkohol. Ich habe mich nie des gewöhnlichen, käuflichen, sondern immer des 100%igen Alkohols bedient und hierbei Bilder erhalten, die — soweit der Vergleich möglich war — vollkommen übereinstimmten mit den Zeichnungen, die ich von den entsprechenden Zellen im lebenden Zustand entworfen hatte. Nicht zu unterschätzen ist auch der Umstand, daß die mit Alkohol fixierten Gewebe jeder Tinktion — auch der nach EHRLICH-BIONDI — in vorzüglicher Weise zugänglich sind. — Leider war es mir nicht mehr möglich, vor Abschluß dieser Arbeit die Wirkung des absoluten Alkohols auf tierische Gewebe genügend zu prüfen; ich werde indes das Versäumte nachholen und verspreche mir sehr gute Resultate. Bei *Cyclas cornea* hat sich der absolute Alkohol bereits vortrefflich bewährt.

Sehr befriedigt hat mich ferner CARNOYS Mischung, die in geradezu idealer Weise das Netzwerk des Cytoplasmas zur Anschauung brachte (Fig. 25, 34).

Unter Umständen gaben auch Chromsäure und die FLEMMINGsche Lösung vorzügliche Bilder (z. B. Fig. 22 mit Chromsäure, Fig. 26 mit FLEMMINGS Gemisch); in andern Fällen dagegen traten bei Anwendung dieser Lösungen Erscheinungen auf, die vor der Einwirkung der Reagenzien nicht existiert hatten. Vergleichen wir z. B. die Fig. 24 (Epidermiszelle von Polypodium vulgare) mit den andern Präparaten (Fig. 20, 21, 22, 23, 25, 26 und 27) desselben Objekts, so fällt sofort die Tendenz der Chromatinelemente, zu konfluieren, in die Augen. Nicht daß das Zusammenfließen der Chromatinkügelchen hier bereits einen bedeutenden Grad erreicht hätte; aber das mikroskopische Bild stimmt doch schon nicht mehr ganz überein mit dem, was ich im lebenden Zustand der Zelle von Polypodium konstatieren konnte. Ich habe Hunderte von Epidermiskernen dieser Cryptogame geprüft und in keinem einzigen Falle an wirklich lebenden Zellen derselben etwas bemerkt, das der Abbildung Fig. 24 entsprochen hätte. In allen Fällen war das Chromatin in Form kleiner Kügelchen im ganzen Kern herum gleichmäßig verteilt, wie dies auch die Fig. 20, 21, 22, 23, 25, 26 und 27 tatsächlich zeigen.

Ich finde mich hier in Übereinstimmung mit M. Pflücke [106]. Dieser Autor sagt auf S. 529: »Ein weiterer Bestandteil des Kernes ist das Chromatin. Dasselbe findet sich in den von mir untersuchten Nervenzellen stets in Form rundlicher Körnchen von ganz minimaler Größe . . . Von der natürlichen Existenz dieser Chromatinkörnchen kann man sich leicht an frischen Präparaten aus dem Nervensystem unsrer gewöhnlichen Weinbergschnecke überzeugen. Die Kerne der Nervenzellen dieses Tieres erscheinen dann dicht erfüllt von kleinen, stark lichtbrechenden Kügelchen.«

Die besonderen Verhältnisse der Fig. 24 kommen nicht etwa dadurch zustande, daß verschiedene übereinander liegende Chromatinelemente aufeinander projiziert werden und so größere Chromatinansammlungen vortäuschen: An einigen Stellen des Kernes bemerkt man vielmehr ganz deutlich die Tendenz der Chromatinelemente, miteinander zu verklumpen.

In sehr hübscher Weise zeigen uns diesen Vorgang besonders die Fig. 38, 39 und 40. Die Kerne der Schließzellen — fixiert mit Chromsäure — entstammen einem und demselben Stück Epidermis von Tradescantia virginica. Der Nucleus einer gewöhnlichen Epidermiszelle derselben Pflanze — fixiert nach Carnoy — ist in Fig. 37 abgebildet. Die Fig. 37 und 38*a* entsprechen den natürlichen Verhältnissen am meisten. In Fig. 38*b* dagegen ist der Verklumpungsvorgang bereits in vollem Gange und erreicht in den Kernen der Fig. 39 und 40 ein Maximum. Hier sind die ursprünglich getrennten Chromatinkügelchen — wahrscheinlich unter starker Verquellung der sie verbindenden Lininfäden — in eine einzige gegitterte Masse zusammengeflossen. In solchen Fällen sind die Kernbrücken nicht mehr genau zu verfolgen, und der Nucleus weist eine scharfe Begrenzung auf, die wohl schon verschiedentlich als Membran angesprochen wurde.

Diejenigen fixierten Kerne meines Präparates, welche den natürlichen Verhältnissen am besten entsprechen, liegen den Rißstellen des abgelösten Häutchens am nächsten; ich schließe daraus, daß das Reagens nicht überall gleich rasch Zutritt hatte und seine Wirkung daher nicht überall gleichmäßig ausüben konnte.

Die soeben beanstandeten Kerne der Fig. 39 und 40 erinnern mich nun außerordentlich an gewisse Kerne, die Heidenhain gezeichnet hat. Betrachten wir z. B. die Kerne der Fig. 36 auf S. 118 seines Werkes »Plasma und Zelle«, oder diejenigen der Fig. 38, 39 usw., so muß ich unwillkürlich dem Verdachte Raum geben, daß hier ganz ähnliche Verklumpungserscheinungen vorliegen, wie dies bei den Kernen meiner Fig. 39 und 40 der Fall war. In solchen Präparaten spiegeln sich unmöglich natürliche Verhältnisse ab; denn wo immer ich auch lebende oder gut fixierte Zellen unter dem Mikroskop prüfte, nie habe ich derartige Brocken und unförmliche Klumpen von Chromatin beobachten können, wie sie in den genannten Abbildungen auftreten. Es nimmt mich daher auch nicht wunder, wenn Heidenhain in solchen Fällen eine scharfe Begrenzung des Kernes durch eine zusammenhängende Membran wahrnimmt: Genau dieselbe Beobachtung habe ich an den Kernen 39 und 40 auch gemacht, und erklärlich ist mir endlich die Stellungnahme Heidenhains und anderer Forscher zu der Behauptung, daß ein direkter Zusammenhang zwischen Kerninnerm und Cytoplasma bestehe: In Präparaten, wie sie Heidenhains Fig. 39 und 40 usw. seines Werkes »Plasma und Zelle« oder den Fig. 39, 40, 41 usw. seiner Abhandlung »Über Kern und Protoplasma« zugrunde gelegen haben müssen, würde wohl das schärfste Auge umsonst auf die Suche nach Kernbrücken gehen, und die Exkursion würde genau so resultatlos verlaufen, wie es bei den von mir gezeichneten Kernen Fig. 39 und 40 der Fall war.

Heidenhain macht zwar selbst auf S. 151 seines Werkes »Plasma und Zelle« darauf aufmerksam, daß die »Eisenhämatoxylinfärbungen der gewöhnlichen Art meist zu Verklumpungsfiguren der basichromatischen Granula führen«. Mich befriedigt indes dieses Zugeständnis insofern doch nicht ganz, weil es entschieden über das Ziel hinausschießt. Die Präparate Fig. 22—33, 38—42 und 44—47 sind sämtlich nach der Eisenhämatoxylinmethode behandelt, aber nur in einzelnen Fällen habe ich Schrumpfungs- und Verklumpungserscheinungen beobachtet, und zwar da, wo mit Sublimat oder Chromsäure fixiert wurde. Ich suche also die Ursache jener unerfreulichen Erscheinungen nicht — wie Heidenhain — im Eisenalaun, sondern in der Flüssigkeit, mit der fixiert wird und glaube, daß HEIDENHAIN deshalb »meist« Verklumpungserscheinungen des Chromatins mit Eisenhämatoxylin konstatiert, weil er die Gewebe auch meist auf dieselbe Art fixiert.

Sehr begreiflich finde ich es ferner, wenn sich GUIGNARD bei einem Kerne des Embryosackes von Lilium candidum, bei dem infolge der Reagenzienwirkung die Kernmembran zum Teil vom Cytoplasma abgehoben und nach beiden Seiten hin freigelegt war, »auf das bestimmteste davon überzeugen konnte, daß irgendwelche Unterbrechungen in der Kernmembran nicht vorhanden sind«. (ZIMMERMANN, Die Morph. u. Phys. des pflanzl. Zellkerns, 1896, S. 43.) Weniger verständlich dagegen ist mir die apodiktische Gewißheit, mit der hier aus einem Präparat, und zwar aus einem defekten, weittragende Schlüsse gezogen werden.

HEIDENHAIN bevorzugt bekanntlich bei Fixierungen das Sublimat; ich kann das sehr wohl begreifen, denn auch ich halte Sublimat unter Umständen für ein vorzügliches Fixierungsmittel, und ich habe dessen Lob schon verschiedentlich verkündet. Aber bedingungslos würde ich ihm, nach meinen Erfahrungen in den letzten Jahren, nicht mehr vertrauen, so wenig wie den andern Flüssigkeiten, mit denen wir Gewebe töten, den FLEMMINGschen und CARONYs Gemischen, der Chromsäure usw. Auch absoluter Alkohol dürfte sich nicht überall gleich gut bewähren[1]. Ich halte es daher für sehr gewagt, die Befunde an einem Präparat auf eine einzige Fixierungsart zu stützen. Selbst dann, wenn ein Agens in einem Fall gute Dienste leistet, kann es in andern Fällen — selbst bei demselben Gewebe — versagen, wie wir dies bei Chromsäure (Fig. 38—40) gesehen haben, so daß nur durch vielfache Vergleichung mit lebenden und nach den verschiedensten Methoden behandelten Objekten ein einigermaßen sicheres Urteil gefällt werden kann.

---

[1] STRASBURGER scheint mit abs. Alkohol z. T. unangenehme Erfahrungen gemacht zu haben. Er bemerkt nämlich auf S. 162 seines Werkes »Zellbildung und Zellteilung« folgendes: ..... »Es mußte mit Hilfe chemischer Reagenzien, welche Teilungszustände der Zellkerne sonst sichtbar machen, operiert werden; alle diese Reagenzien riefen aber nachteilige Wirkungen hervor und erschwerten die Beobachtung. So wurden die mit absolutem Alkohol behandelten Mutterzellen (von *Anthoceros laevis*, der Ref.) ganz undurchsichtig, schrumpften auch sehr« .....

Könnte übrigens dieser Mißerfolg nicht vielleicht darauf zurückzuführen sein, daß nicht genügend abs. Alkohol zugegen war? Beobachtungen, wie sie STRASBURGER hier konstatiert, habe ich nämlich auch gemacht, aber nur dann, wenn ich die Objekte auf dem Objektträger mit abs. Alkohol versetzte, um sie — aus irgend einem Grunde — einige Zeit unter dem Mikroskop besehen zu können. Daß in solchen Fällen die paar Tropfen der Fixierungsflüssigkeit nicht konzentriert bleiben können, liegt auf der Hand, und auf diese Verdünnung habe ich auch jene Schrumpfungserscheinungen bezogen.

Ich bringe daher meine definitiv zu fixierenden Objekte jeweils in relativ sehr viel Alkohol und schüttle dann letzteren einige Minuten ruhig um, so daß das dem Präparat entstammende Wasser sofort in der ganzen Masse des Alkohols verteilt wird. Auf diese Weise bleibt die mit dem Gewebe in Berührung kommende Flüssigkeit annähernd absolut; sie wird ferner je nach der Größe des Objekts ein- bis mehrmals erneuert.

Geben wir ein Beispiel. In den Fig. 20—27 sind Zellen aus der Epidermis von Polypodium vulgare gezeichnet, und zwar ist der Schließzellenkern 21 und der Epidermiskern 20 mit absolutem Alkohol, der Schließzellenkern 23 und der Kern einer Haarzelle (Fig. 26) mit starkem FLEMMINGschen Gemisch, der Epidermiskern 24 mit 1%iger Chromsäure, der Schließzellenkern 25 mit CARNOYS Gemisch und die Epidermiszelle 27 mit Sublimat fixiert. Nur in einem einzigen Fall (Fig. 24) zeigte sich die Erscheinung des Konfluierens von Chromatinelementen. Dadurch wird sie sofort verdächtig, und eine Vergleichung mit lebendem Material beweist definitiv, daß die gleichartigen Bilder, welche die vier andern Fixierungsflüssigkeiten in dieser Beziehung erzeugten, den tatsächlichen Verhältnissen besser entsprechen wie Fig. 24. Nur in einem einzigen Fall, und zwar bei Sublimatfixation (Fig. 27) scheint der Kern von einer kontinuierlichen Membran gegen das Cytoplasma abgegrenzt zu sein, während sonst von einer derartigen Bildung keine Spur zu sehen ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach täuscht uns hier das Sublimat; denn es nimmt nicht nur in bezug auf die Demonstration einer sog. Kernmembran eine Sonderstellung unter den fünf benutzten Flüssigkeiten ein: Unter seinem Einfluß hat sich auch das Zellplasma in auffallender Weise von der Wand zurückgezogen, was sonst — wie man sieht — nirgends eingetreten ist.

Im vorliegenden Falle war die eingetretene Kontraktion des Zellplasmas leicht zu verfolgen, weil die Zellmembran (m_1) die Schrumpfung nicht mitmachte, sondern als feste Marke stehen blieb. Wäre letztere nicht vorhanden gewesen, so würde die Kontraktion wahrscheinlich doch erfolgt sein, nur hätte alsdann der Maßstab gefehlt, und die Begleiterscheinung des cellulären Sterbevorganges wäre uns vielleicht nicht zum Bewußtsein gekommen. Ich bin sogar fest überzeugt, daß man in diesem Falle die Fixierung der Zelle 27 als eine wohlgelungene betrachtet hätte, weil weder das Innere des Nucleus noch das Cytoplasma besondere Anhaltspunkte bieten, das Gegenteil anzunehmen. — Hier ist es also zu einer eigentlichen Verklumpung des Basichromatins noch nicht gekommen; dagegen besitze ich mit Sublimat fixierte und nach EHRLICH-BIONDI gefärbte Präparate, die solche Erscheinungen in ganz ähnlicher Weise zeigen, wie z. B. die HEIDENHAINsche Fig. 14 (Taf. X) seines Werkes »Über Kern und Plasma«. Und zwar sind weniger die Pollenmutterzellen als die großen Kerne der Wandzellen der Pollenkammern (von Lil. Martagon) hiervon betroffen worden. Wurde dagegen dasselbe Objekt mit abs. Alkohol oder mit CARNOYS Lösung fixiert, so traten keinerlei Verklumpungserscheinungen auf.

Man wird mir jedoch entgegnen, daß die Befürchtung, ähnliches könnte sich auch bei tierischen Geweben ereignen, deshalb nicht zutreffe, weil hier eben keine Zellmembranen vorhanden seien, welche der schnellen Wirkung des Sublimates hindernd in den Weg treten, wie bei der pflanzlichen Epidermis. Ich verweise aber in erster Linie auf die bereits bezeichneten HEIDENHAINschen Bilder, denen ich noch viele andere beigesellen könnte, und betone noch einmal, daß sowohl die scharfe Randlinie, die den Kern nach außen abgrenzt, wie die Verklumpungen der Chromatinelemente unzweifelhafte Beweise dafür sind, daß hier unter der Wirkung der Reagenzien Störungen in der ursprünglichen Konfiguration der cellulären Bestandteile vor sich gegangen sind, die graduell weit über denjenigen stehen, welche wir, in Anbetracht der unvermeidlichen Fehlerquellen, als zulässig bezeichnen dürfen. Leichen sind es ja schließlich immer, was wir an fixiertem Material vor uns haben; aber die morphologische Übereinstimmung zwischen Zellen im lebenden und denselben Elementen im toten Zustand kann — und davon habe ich mich genügend überzeugt — doch sehr verschieden groß sein.

Es darf ferner nicht vergessen werden, daß die Epidermishäutchen, die ich von der Blattunterseite ablöste, sehr dünn waren, so zart, daß nur in Ausnahmefällen die tierischen Objekte in ähnlich dünnen Lagen der Wirkung des Sublimates ausgesetzt werden. Wo aber dickere Stücke mit dieser Lösung fixiert werden, treten — meines Erachtens — die durch periphere Zelllagen geschützten tiefer liegenden Partien unter ganz ähnliche Bedingungen, wie die in ihre Membranen eingehüllten Epidermiszellen der Blätter und dann werden sich auch die Absterbeerscheinungen entsprechen. Ich habe bei Kiemenplättchen und Embryonen von *Cyclas cornea* seinerzeit gute Resultate mit Sublimat erzielt — die Präparate halten meiner Kritik auch heute noch stand —, bei Fixierung kleiner Gehirnstücke aber machte ich ganz ähnliche Erfahrungen, wie sie oben in Fig. 27 zutage traten. Auch STRASBURGER (»Das bot. Practicum«, 1897, S. 611) stellt bei Chromsäuregemischen und Sublimatlösungen die Bedingung, »daß diese rasch bis an die zu fixierenden Protoplasten vordringen können«.

Im Verlaufe der pflanzlichen Studien, über die ich hier berichte, kam ich auch zur Anwendung und Würdigung der EHRLICH-BIONDIschen Tinktion, und ich bin jetzt überzeugt, daß die Schwierigkeiten, die der Anwendung dieses Farbstoffgemisches im Wege stehen sollen, stark übertrieben sind und bedaure es sehr, mich um diese Methode nicht früher bekümmert zu haben. Kauft man sich eine gute Stammlösung (ich bezog sie von Dr. GRÜBLER-Leipzig), so kann der Erfolg nicht ausbleiben, und die Präparate, die man erhält, sind in der Tat auffallend schön; ich gebe in den Fig. 54, 58, 59, 60, 61, 62 usw. einige Proben.

Wie bereits HEIDENHAIN (»Über Kern und Protoplasma« S. 117) mitteilt, kommt es weniger auf die Innehaltung einer bestimmten Konzentration, als auf den Grad der Acidität an; der Säuregehalt aber läßt sich nach meinen Erfahrungen leicht regulieren. Zunächst verdünnte ich die Stammlösung etwa 60mal, dann säuerte ich einen Teil des verdünnten Farbstoffes mit Essigsäure (1 : 500) so lange an, bis einige Tropfen derselben, in destilliertes Wasser gebracht, hier einen schön karmoisinroten Farbenton erzeugten. Aber auch hier braucht man es noch nicht gar so peinlich genau zu nehmen, und diese kolorimetrische Methode ist ja auch nicht derart, daß man für den richtigen Gehalt an Säure garantieren könnte. Ich wenigstens traf auf diese Weise in den seltensten Fällen das Richtige; meistens war zuwenig Säure vorhanden. Aber auch dann, wenn das Farbstoffgemisch die richtige Acidität besitzt, verliert sie dieselbe bald wieder, weil aus dem Glas Alkali aufgenommen wird, so daß man jedesmal genau feststellen muß, ob eine bereits gebrauchte Lösung noch taugt oder nicht: Der ganze Vorgang erinnert an die Titrestellung einer Normallösung vor ihrem Gebrauch. — Die genaue und definitive Einstellung des Dreifarbengemisches auf den richtigen Säuregrad verfolge ich nun im Mikroskop[1], gerade so, wie man das Ende der Entfärbung der mit Hämatoxylin-Eisenammonalaun tingierten Schnitte mikroskopisch feststellt (s. weiter unten).

»Sind die auf dem Objektträger aufgeklebten Schnitte durch Xylol und Alkohol hindurchgegangen, so werden sie in angesäuertem Wasser (Essigsäure 1 : 1000) für etwa 2 Stunden aufgestellt. Danach steckt man den Objektträger für etwa 10—15 Minuten in offizinelle Jodtinktur; es folgt eine kurze Alkoholabspülung und die sofortige Übertragung in die Farbstofflösung« (HEIDENHAIN, Über Kern und Protoplasma,

---

[1] Das geschieht mit einem Probeobjekt, nicht mit dem definitiv zu färbenden.

S. 117). Ist nun zuwenig Säure vorhanden, so färbt sich nur das Basichromatin schön, während das Oxychromatin zurückbleibt, war zuviel Säure zugesetzt, so kehrt sich der Fehler um. Ich setze nun einer zu schwach angesäuerten Lösung so viel Tropfen einer sehr stark verdünnten Essigsäure (1 : 1000) oder einer Lösung mit überschüssiger Säure tropfenweise so viel von dem verdünnten, aber noch nicht angesäuerten Farbstoff zu, bis die Schnitte unter dem Mikroskop die gewünschten zwei Farbentöne geben, was sich schon kurze Zeit nachdem das Farbgemisch eingewirkt hat, sicher feststellen läßt. In der Farblösung bleiben alsdann die Präparate etwa 12 Stunden, um nachher in schwach angesäuertes Wasser, absoluten Alkohol und Xylol übergeführt und in Kanadabalsam aufbewahrt zu werden.

Heidenhain hat beobachtet, daß auf diese Weise tingierte Schnitte jahrelang in unveränderter Schönheit und Schärfe halten. Meine Erfahrung erstreckt sich gegenwärtig bloß auf etwa 2 Jahre; innerhalb dieser Zeit aber hat sich tatsächlich keines meiner Präparate merklich verändert[1], selbst diejenigen nicht, die ich zur Probe nicht in die Mappe einschloß, sondern dem Tageslicht wochenlang ausgesetzt ließ. — Das Verfahren ist nur scheinbar kompliziert; in Wirklichkeit beherrscht man es bald und sicher, und die Bilder, die man erhält, sind — wie gesagt — wundervoll. Die mit absolutem Alkohol oder Carnoys Mischung fixierten pflanzlichen Präparate (Antheren und Stempel von Lilium Martagon, Fritillaria imperalis, Uvularia grandiflora usw.) färbten sich besonders schön und leicht, und zwar nehmen die mit Carnoys Flüssigkeit fixierten Schnitte den Farbstoff — wie mir scheint — noch intensiver auf, wie die mit Alkohol allein fixierten. Vielleicht beruht dies darauf, daß Carnoys Mischung die zu härtenden Objekte im allgemeinen besser entfärbt als Alkohol.

Die Fig. 20—43 der Taf. I und Fig. 45, 53 und 57 der Taf. II sind Epidermispräparate, in welchen der Kern in toto vorliegt. Es ist lauter frisches Material verwendet worden, also kein Objekt, das längere Zeit in irgend einer Flüssigkeit konserviert blieb. Möglichst gesunde Pflanzen wurden an ihrem natürlichen Standort aufgesucht, Teile der Epidermis an Ort und Stelle abgezogen und sofort in die mitgenommene Fixierungsflüssigkeit gelegt, wo die Objekte einige Stunden bis höchstens einen Tag verblieben. Nachher wurden die Präparate unverzüglich und ohne Unterbruch bis zum Einschluß in Kanadabalsam behandelt.

---

[1] Eine Ausnahme hiervon machen die mit Sublimat fixierten Präparate, indem bei ihnen das Oxychromatin etwas verbleicht ist (s. weiter hinten).

Es ist vielleicht nicht überflüssig, wenn ich noch einmal darauf aufmerksam mache, daß alle Figuren, also auch die jetzt in Frage stehenden pflanzlichen Abbildungen, mit größter Genauigkeit hergestellt worden sind. Jegliche Schematisierung wurde durchaus vermieden, und ich übernehme volle Garantie für sämtliche meiner Zeichnungen. Jeder wirklich gute Beobachter, der Zeichnung und Objekt miteinander zu vergleichen Gelegenheit hatte, mußte eingestehen, daß in der Übereinstimmung zwischen beiden das gegenwärtig Mögliche geleistet worden sei. — Um aber auch den Fernerstehenden Gelegenheit zu geben, sich in dieser Sache ein Urteil zu bilden, habe ich die in Fig. 33 abgebildete Epidermiszelle von Funkia ovata bei etwa 1000facher Vergrößerung mikrophotographisch aufgenommen — Fig. 82 zeigt diese Photographie —, und niemand wird, glaube ich, die große Übereinstimmung zwischen den beiden Reproduktionen verkennen. Die Zeichnung Fig. 33 ist aber schon im letzten Sommer entstanden, während die Mikrophotographie, infolge Schwierigkeiten bei der Beschaffung geeigneter Lichtquellen, erst unmittelbar vor Abschluß dieser Arbeit angefertigt werden konnte; eine Änderung der ursprünglich angefertigten Zeichnung fand nicht statt.

Man wird nun vielleicht einwenden, daß da, wo es sich um Kernverbindungen mit dem Zellleib handelt, der Nucleus unbedingt in Schnitte zerlegt werden sollte, um Täuschungen aus dem Wege zu gehen, d. h. um zu vermeiden, daß man solche Strukturen eventuell verwechsle mit vertikal stehenden Wänden des Cytoplasmas, die über oder unter dem Kern durchgehen. Tatsächlich ist aber diese Gefahr gar nicht vorhanden, falls man es nicht etwa darauf abgesehen hat, sämtliche Kernbrücken eines Nucleus festzustellen und zu zählen — eine Arbeit, die für uns momentan um so weniger Wert hat, als es sich vorläufig nur um die Anerkennung dieser Strukturen handelt. Ich glaube indes, daß diese Frage überhaupt nie besondere Tragweite erhalten wird; denn diese Fäden sind in der ruhenden Zelle weder polar oder sonstwie gesetzmäßig angeordnet, noch — so viel ich bis jetzt gesehen — in konstanter Zahl vorhanden.

In erster Linie wurde bei der Untersuchung immer scharf auf den optischen Querschnitt eingestellt, und nur solche Fäden sind gezeichnet worden, welche auch unter dieser Bedingung mit dem Kerninnern sicher kommunizierten. Das ist auch der Grund, weshalb bei den in toto untersuchten Kernen der Fig. 20—45, 53 und 57 die Kernbrücken immer nur in der Ebene der Bildfläche auftreten, während tatsächlich der Nucleus ringsum mehr oder weniger derartige Strukturen entsendet, von denen jedoch naturgemäß diejenigen viel schwerer zu verfolgen sind, welche nicht im optischen Querschnitt liegen.

Ein sehr sicheres Kriterium für den Ursprung der in Frage stehenden Strukturen bilden 2) die Chromatinkügelchen, die den Fuß jener Gebilde konstant umstehen: Jede Kernbrücke entspringt auch hier zwischen mehreren kugeligen Chromatinelementen; oft sieht man deren zwei (Fig. 20, 21, 26, 28, 32, 33), oft auch drei (Fig. 41 usw.), in andern Fällen vier (Fig. 43, 48). Gelegentlich aber bilden die Chromatinelemente einen förmlichen Wall um die Basis der Kernbrücken herum. Die Zahl dieser Chromatinkügelchen, welche sich immer da postieren, wo die Struktur den Kern verläßt, scheint also auch nicht konstant zu sein, beträgt aber im Minimum zwei: In Einzahl habe ich diese Dinge nie gesehen. — Wo immer also eine filare Struktur radiär auf den Kern zustrebt, aber nicht zwischen (mindestens zwei) solchen Chromatinelementen endet, kann von einer Kernbrücke nicht die Rede sein.

Wir treffen also — wie man sieht — bei den pflanzlichen Kernen genau dieselben Verhältnisse zwischen Kernbrücken und Chromatin an, wie wir sie oben bei tierischen Geweben beschrieben haben, und dieser Konnex zwischen Kernbrücken und Chromatin muß daher irgend eine allgemeine und wie mir scheint fundamentale Bedeutung für die Zelle haben.

3) zeigen auch hier die Kernbrücken, wie in den von mir schon früher gezeichneten Fällen immer eine doppelte Kontur, während die Wandungen der Cytoplasmawaben bei genauer Einstellung nie doppelt konturiert erscheinen.

4) Die Kernbrücken sind ferner viel robuster als die feinen Striche, welche die Felder des Zellplasmas begrenzen. Hier möchte ich noch einmal darauf aufmerksam machen, daß die Kernbrücken bei pflanzlichen Zellen im allgemeinen dicker und daher leichter nachweisbar sind, als in tierischen Geweben. Ich habe zwar früher — in der Arbeit über *Cyclas* — relativ dicke Strukturen gezeichnet und diese bei einer Verifikation der Präparate als den Verhältnissen entsprechend dargestellt gefunden; aber dort wurde nach der Boraxkarminfärbung mit salzsaurem Alkohol differenziert, und sehr wahrscheinlich hat die Säure eine leichte Quellung der Kernbrücken hervorgerufen. Über diesen Punkt werde ich noch mehr Vergleichsmaterial sammeln, möchte aber doch demjenigen, der Kernbrücken suchen will, raten, sich zu diesem Zwecke zuerst pflanzliche Präparate zu verschaffen und erst nachher zu tierischen Geweben überzugehen.

5) Die Kernbrücken sind auch in pflanzlichen Zellen Gebilde von konischer Form; sie verjüngen sich leicht, aber ganz deutlich nachweisbar, gegen das Cytoplasma hin, wo sie in einem gut sichtbaren Körnchen abschließen.

Die Bewegungen der Mikrometerschraube, die notwendig sind, um diese Strukturen zum Verschwinden zu bringen, weisen auch bei pflanzlichen Kernen mit Sicherheit darauf hin, daß wir es hier mit im Querschnitt rundlichen Gebilden zu tun haben, was übrigens direkt und ganz besonders hübsch dann zum Ausdruck kommt, wenn man eine schief auf- oder abwärts steigende Kernbrücke zu verfolgen Gelegenheit bekommt.

Für jedes in dieser Materie noch ungeübte Auge sind die Kernbrücken dann am leichtesten zu sehen, wenn sie gefärbt sind, was mit verschiedenen Farbstoffen, z. B. mit Alaunkarmin (Fig. 35, 43, 47, 48, 51, 52, 55, 56), Boraxkarmin (Fig. 36) oder nach EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN geschehen kann (Fig. 50, 54, 58 usw.). Unser Auge wird eben gewöhnlich auf Farbenunterschiede geschult, während andere optische Differenzierungen weniger in Betracht kommen, und sehr häufig konnte ich daher die Beobachtung machen, daß Mikroskopiker die farblosen Bahnen, die für mein Auge absolut sicher das Kerninnere verließen, nicht erkennen konnten, während sie bei derselben Art von Zellen die Kernbrücken sofort sahen, sobald dieselben auf irgend eine Art gefärbt waren.

Die Tingierbarkeit der Kernbrücken spricht — meiner Ansicht nach — durchaus für die Annahme, daß diese Strukturen nicht hohle Gebilde, also keine Röhren, sondern massiv sind. Man könnte mich ja allerdings darauf aufmerksam machen, daß derselbe Effekt auch dann erzielt würde, wenn die Wandungen des Röhrchens allein gefärbt, die Seele desselben dagegen farblos geblieben wäre. — Nun öffnen sich aber die Kernbrücken einerseits unzweifelhaft zwischen den bekannten Chromatin-»Pfeilern« in die Grundmasse des Kernes. Diese selbst ist aber, wie man an einer ganzen Anzahl meiner Zeichnungen sieht (Fig. 35, 36, 43, 54, 58), färbbar, und zwar genau so stark und in demselben Farbenton, wie die Kernbrücke. Diese Grundmasse ist also nicht »wässerig«, sondern — und das werden wir weiter unten noch besser sehen — strukturiert, und es ist daher schwer einzusehen, weshalb die Kernbrücke gerade wässerigen Inhalt führen sollte. — Anderseits — gegen das Cytoplasma hin — wäre die hohle Kernbrücke ebenso geschlossen durch einen »Chromatinblock«, jenen auffallenden Punkt, der uns an der Kernperipherie schon so oft begegnet, und es wäre mir völlig unbegreiflich, weshalb das beidendig an strukturierte Partien grenzende Verbindungsstück zwischen Kerninnerm und Cytoplasma hohl sein sollte. Differenzierungen irgendwelcher Art habe ich innerhalb der Kernbrücken bisher allerdings nicht entdecken können.

Wir wenden uns nunmehr zu einer Besprechung derjenigen Präparate, die nach dem Verfahren von Ehrlich-Biondi-Heidenhain dargestellt wurden. In der letzten Zeit habe ich mich ausschließlich dieser Methode bedient und Tausende von ausgezeichnet gelungenen Präparaten hergestellt. Nicht in einem einzigen Fall hat mir die Tinktion versagt.

Bei einer Einwirkung des Ehrlich-Biondischen Farbstoffgemisches auf Schnitte durch Antheren und Stempel von Lilium Martagon, Fritillaria imperialis usw. fällt zunächst auf, daß die reproduktiven Zellen sich durch einen relativ enormen Reichtum an Oxychromatin auszeichnen, während letzteres in den vegetativen Zellen sehr zurücktritt. Sowohl in Pollenmutterzellen und Pollenkörnern als auch in Embryosackkernen treten überdies Nucleoli von relativ riesigen Dimensionen auf (Fig. 60, 66), und wir werden uns weiter unten noch mit diesen Gebilden befassen.

Sehr bemerkenswert sind ferner die Schnitte durch die Pollenkörner von Liliaceen. Die beiden Kerne des Pollenkorns färben sich nämlich verschieden: der eine nimmt vorherrschend den basischen, der andere den sauren Farbstoff auf. Der eine Nucleus besteht also vorwiegend aus Basichromatin, der andere aus Oxychromatin. Man vergleiche hierzu die Fig. 60 (Fritillaria), 61 (Scilla), 78 (Lilium Martagon) und 79 (Lil. croceum[1]). — Der eine dieser beiden Kerne ist bekanntlich der generative, der andere der vegetative. Es war mir nicht mehr möglich, zu entscheiden, ob der »grüne« oder der »rote« Kern der generative sei. Dagegen hat Overton [98] die sigmaförmige Zelle im Pollenkorn von Lilium Martagon als die generative erkannt. Diese ist aber in meinen Präparaten vorherrschend rot (Fig. 78), und es liegt daher der Schluß nahe, daß auch in den andern Fällen (Fig. 60, 61 und 79) der »rote« Kern der generative sei. Wir kommen bald noch einmal auf diese Präparate, die zu den schönsten gehören, die ich je gesehen, zurück[2].

---

[1] Bei Lilium croceum ist das Grün des vorwiegend basichromatischen Kernes ein deutliches Blaugrün.

[2] Sofort nachdem diese Differenzen in den Pollenkörnern der Liliaceen in meinen Präparaten zum Vorschein kamen, zog ich daraus den Schluß, daß dieselben tinktionellen Unterschiede mit Ehrlich-Biondischer Lösung auch

Die Kernbrücken sind — wie bereits oben betont — ebenfalls gefärbt, und zwar sehr schön rot, wie aus den Fig. 54, 58, 59 usw. zu ersehen ist. Diese Strukturen bestehen also aus Oxychromatin, gerade so wie die Grundmasse des Nucleus, der sie entspringen.

Diese oxychromatische Grundsubstanz des Kernes ist nicht etwa homogen, sondern besteht aus einem dichten Netzwerk feinster Fibrillen oder weist — was wahrscheinlicher ist — ein sehr feines Wabenwerk oxychromatischen Materials auf. In Fig. 54 kann man ganz deutlich diese oxychromatischen Fäserchen oder Wabenwände beobachten, ebenso in Fig. 58, obwohl hier die Grundmasse des Kernes etwas blasser tingiert ist, wie in Fig. 54. Es besteht also absolut kein Zweifel, daß auch die pflanzlichen Kerne ein zartes Liningerüst mit darauf sich lagernden, eventuell dazwischengeschalteten »chromatisch« reagierenden Elementen enthalten, wie dies STRASBURGER und HEIDENHAIN im Gegensatz zu den Publikationen WISSELINGHS und GRÉGOIRES betont haben (HEIDENHAIN, Plasma und Zelle, S. 143). Farblose Stellen habe ich in diesen Präparaten in den Kernen keine angetroffen; der ganze Schnitt durch den Nucleus ist absolut deutlich tingiert.

Vergleiche ich mit meinen Präparaten die HEIDENHAINschen Bilder, Fig. 9, 11, 15, 22 usw. seiner Arbeit »Über Kern und Protoplasma« [96], so kann ich leider auch hier den Verdacht nicht unterdrücken, daß nicht nur die Fig. 11 und 19—21 degenerierende Leucocyten repräsentieren, sondern daß auch die andern Bilder dieser Taf. X (abgesehen von der schematisierten Fig. 18) keine normalen Verhältnisse widerspiegeln; auch hier kommen offenbar die bereits früher erwähnten Schrumpfungen und Chromatinverklumpungen in bedeutendem Maße

---

zwischen Macro- und Micronucleus der ciliaten Infusorien aufzeigbar sein dürften. Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit gab ich mir alle Mühe, diese Frage zu entscheiden. Gegenwärtig bin ich allerdings erst im Besitze tingierter Präparate von Epistylis. Und hier ist in der Tat der Macronucleus durchaus grün, der Micronucleus dagegen rot gefärbt. Der erstere besteht also ganz oder vorwiegend aus basichromatischem Material, wie der vegetative Kern der oben erwähnten Pollenkörner, während der Micronucleus vorwiegend oxychromatische Substanzen enthält, in denen dunkelgrüne Kügelchen liegen, wie dies in den generativen Kernen der Pollenkörner auch der Fall ist. —

Die Präparate von Epistylis beweisen mir ferner, daß unter Umständen auch Objekte in toto mit EHRLICH-BIONDIscher Lösung gefärbt werden können, daß also nicht immer Schnitte vorzuliegen brauchen, wie behauptet wird. Ich habe ganze Kolonien von Epistylis nach EHRLICH-BIONDI sehr schön gefärbt. Eine Abbildung kann allerdings den bereits fertigen lithographischen Tafeln dieser Abhandlung leider nicht mehr beigefügt werden.

zum Ausdruck. — Die in Fig. 11 von HEIDENHAIN gezeichnete Anhäufung von oxychromatischem Material um das Basichromatin habe ich bei Pollenmutterzellen, die Teilung eingehen wollten, sehr häufig beobachtet; ich sah aber durchweg strangförmige Systeme und nicht Dinge, die viel eher an Farbstoffniederschläge, als an strukturierte Bestandteile des Kernes erinnern.

Für den ersten Moment vielleicht überraschend ist die Beobachtung, daß der dem Cytoplasma zugekehrte Endpunkt der Kernbrücke nicht rot tingiert ist, wie man etwa erwartet hätte, sondern grün. Man wird voraussichtlich behaupten, daß die Tinktion eines solchen Punktes nachzuweisen nicht möglich sei und wird nicht verfehlen, sich darauf zu berufen, daß Rot und Grün komplementäre Farben seien usw. Aber weder das eine noch das andre kann mich auch nur einen Augenblick in meiner Überzeugung wankend machen; denn zu oft habe ich diesen Endteil, der übrigens bei 1000facher Vergrößerung immerhin noch einige Dimension besitzt, untersucht und in unzweifelhafter Weise grün tingiert gefunden, als daß bei mir auch nur der leiseste Zweifel an der Richtigkeit jener Behauptung aufkommen könnte. Ich habe zwar die Grünfärbung jenes Endpunktes bei den verschiedensten Fixierungen nachgewiesen, aber auch dem ungeübten Auge wird — wie ich mehrmals erfahren — die Sachlage sofort klar an den durch Sublimat fixierten Präparaten. Oben wurde darauf aufmerksam gemacht, daß das Oxychromatin bei diesen Objekten ein wenig abgeblaßt sei, immerhin nicht in dem Grade, daß man es nicht mehr sehen könnte; aber diese leichte Verbleichung genügt, um das Grün jenes Kernbrückenendpunktes auffallend deutlich hervortreten zu lassen. Ich kann mir diesen Zusammenhang sehr wohl erklären. Die basichromatischen Elemente besitzen wohl überall eine oxychromatische Grundlage; sie liegen nicht zwischen den oxyphilen Strukturen, sondern sitzen ihnen vielmehr auf. Ganz besonders deutlich ist dies bei den Nucleolen, deren Grundsubstanz unzweifelhaft aus Oxychromatin besteht, dem zeitweise — wie wir noch sehen werden — mehr oder weniger basichromatisches Material aufgelagert ist. Je intensiver nun das Oxychromatin gefärbt ist, desto weniger deutlich sticht das ihm aufsitzende grüne Basichromatin durch, verbleicht aber das erstere ein wenig, ohne daß das letztere mitbetroffen wird, wie das in meinen Sublimatpräparaten der Fall ist, so muß auch das Grün der basophilen Substanz deutlicher zum Vorschein kommen. Ich betone aber nochmals, daß der geübte Mikroskopiker dieser Nachhilfe nicht bedarf und bei präziser Handhabung der Mikrometerschraube sehr schnell auch an nicht verblaßten Präparaten zur Überzeugung kommt, daß er es in jenem Kernbrückenendpunkt mit grün und nicht mit rot tingierten Körperchen zu tun hat (s. Fig. 58, 67, 72, 59 usw.).

Schon bei der Besichtigung von Karminpräparaten (s. S. 17) wurde auf eine gewisse Übereinstimmung in der Tinktion zwischen den Endpunkten der Kernbrücken und den einzelnen Chromatinkugeln des Nucleus, besonders den die Kernbrückenbasis flankierende Körperchen hingewiesen, und ich habe speziell mit Rücksicht darauf zur **Biondi**schen Farbenmischung gegriffen, um Auskunft darüber zu erhalten, ob die dort ausgesprochene Vermutung sich bestätigen lasse oder nicht. Wie wir gesehen, hat die **Ehrlich-Biondi**sche Methode den auf sie gesetzten Erwartungen vollkommen entsprochen; sie hat mir sogar mehr Aufschluß gebracht, als ich je erwartet hatte.

Ich ließ oben durchblicken, daß ich zunächst doch etwas verblüfft gewesen sei, als ich jene Stelle der Kernbrücke deutlich grün tingiert vor mir sah; denn eine sonst rot gefärbte fibrilläre Struktur von der Feinheit, wie es die in Frage stehenden Dinge sind, in einem grünen Endpunkt abschließen zu sehen, ist ein ganz eigenartiges Schauspiel; auf mich wenigstens machte dieses celluläre Paradoxon einen nachhaltigen Eindruck.

Bei einigem Nachdenken merkt man aber sofort, daß eine oxyphile Reaktion jenes Endpunktes uns Schwierigkeiten bereitet haben würde.

Nach der **Heidenhain**schen Eisenhämatoxylinmethode, die ich sehr häufig anwende, werden — wie wir bereits betonten — jene Endpunkte genau so intensiv gefärbt, wie z. B. die Chromatinkügelchen an der Basis der Kernbrücken. Nun werden aber die oxychromatischen Strukturen durch Eisenalaun-Hämatoxylin nicht tingiert, eine Tatsache, die **Heidenhain** in seinem Werke »Plasma und Zelle« hübsch demonstriert, indem er (S. 148) drei durch Sublimat fixierte und in Eisenhämatoxylin gefärbte Wanderzellen des Salamanders vergleicht mit zwei ebenfalls durch Sublimat fixierte, aber mit **Ehrlich-Biondi**scher Lösung tingierten Wanderzellen desselben Tieres. Es heißt dort: »Fig. 51 zeigt drei Kerne von Leucocyten des Salamanders nach Eisenhämatoxylinfärbung, welche mit großer Sorgfalt ganz genau bei einer Vergrößerung von etwa 1650 nachgezeichnet wurden. Wie man sieht, haben wir in dem einen Kern etwas weitläufiger angeordnete chromatische Balken, während sie in den andern beiden recht dicht gestellt sind. Wie man ferner bemerkt, ist die Färbung eine unvollständige, da die Balken und Klumpen vielfach unzusammenhängend sind und viele unmotivierte Zacken und Spitzen erscheinen, welche nur so gedeutet werden können, daß von diesen aus feinere unsichtbare Teile der Kernstruktur ihren Ursprung nehmen, die ihrerseits alle Teile in eine durchgängige Verbindung setzen. Färbt man nun aber solche Leucocyten mit dem Ehrlich-Biondischen Dreifarbengemisch, so wechselt die Szene (Fig. 52); das grobe Gerüstwerk zeigt sich in grünem Tone tingiert, und dazwischen findet sich das oxyphile, früher von mir sogenannte Kernsafteiweiß, welches alle Teile der Kernstruktur gleichsam einhüllt; mithin ist letzteres an demselben Platze befindlich, an welchem die chromatinlosen Teile der Kernstruktur zu suchen sind . . .«

Hätten sich also jene Kernbrückenendpunkte mit Ehrlich-Biondi-Lösung rot gefärbt, so müßte es uns sehr verwundern, weshalb sie sich mit Eisenhämatoxylin ebenfalls intensiv tingieren lassen; da sie nun aber basophil sind, oder wenigstens basichromatische Substanzen enthalten, so steht der Deutung des färberischen Effektes nichts mehr im Wege.

Dadurch sind wir aber auf einen andern wichtigen Punkt aufmerksam gemacht worden. Heidenhain zeichnet bekanntlich die Centralkörper in seinen nach Ehrlich-Biondi gefärbten Präparaten rot (s. z. B. Taf. X seines Werkes »Über Kern und Protoplasma« usw.); anderseits aber tingieren sich dieselben Gebilde in Heidenhains Eisenhämatoxylin ebenso leicht und intensiv, wie dies das Basichromatin tut. Hier liegt nun offenbar ein Widerspruch vor: Ist das Centrosom oxychromatisch, so kann es sich mit Eisenhämatoxylin — wie Heidenhain selbst betont — nicht färben; färbt es sich aber intensiv, so besteht es nicht oder nicht ausschließlich aus Oxychromatin.

Es kommt ja allerdings etwa vor, »daß unter Umständen auch Färbungen mit Eisenhämatoxylin erzielt werden, weche auf die feineren oxychromatischen Teile der Struktur übergehen« (Heidehnain, Plasma und Zelle, S. 152). Diese Beobachtung löst aber den oben angedeuteten Widerspruch nicht; denn das Eisenhämatoxylin ist — wie gesagt — quasi ein Reagens auf die Centrosomen, ein Mittel, das die Centralkörperchen immer und intensiv und nicht etwa bloß in Ausnahmefällen und dann noch schwach tingiert. Ich glaube auch nicht, daß man sich befriedigt erklären wird, wenn Heidenhain (S. 132 s. oben zitierten Werkes) an die Janusnatur der Eiweißkörper appelliert; damit würden einfach sämtliche auf Farbreaktionen bis jetzt gegründeten Resultate als unzuverlässig hingestellt.

Es ist mir nicht bekannt, ob irgendwo bereits auf den Widerspruch, in den sich Heidenhain hier verwickelt hat, aufmerksam gemacht worden ist; mir selbst kam derselbe beim Lesen der Heidenhainschen

Werke unbegreiflicherweise nicht zum Bewußtsein, und erst als beim Studium meiner nach Ehrlich-Biondi tingierten Präparate die Körperchen der Sphären grün erschienen, fiel mir auf, daß die Heidenhainschen Angaben über das tinktionelle Verhalten dieser Gebilde bei Anwendung des Dreifarbengemisches und des Eisenhämatoxylins unvereinbar seien.

Ähnlich verhält es sich mit den fibrillären Systemen, die von den Centren ausgehen, den Fasern, die in das Cytoplasma ausstrahlen sowohl, wie denjenigen, die an die Chromosomen oder an die entgegengesetzte Sphäre treten. Sie alle werden — wie bekannt — durch Eisenhämatoxylin tingiert, sollen aber nach Heidenhain nur aus oxychromatischer Substanz bestehen, Heidenhain zeichnet zwar diese Strukturen oft rosenkranzförmig (Fig. 9, 10, 12 usw. seines Werkes »Über Kern und Protoplasma«), und in diesem Punkte stimmen meine Präparate mit den seinigen überein. Dagegen finde ich nicht nur in den Prophasen der Teilung, sondern auch später diese Fäden rosenkranzförmig, und die microsomalen Verdickungen derselben sind in meinen Objekten nicht rot, sondern wiederum grün, bzw. dunkelgrün gefärbt. — Dem Stadium Fig. 18 auf Taf. X der Arbeit Heidenhains entspricht so ziemlich meine Abb. 70 oder Fig. 62; in wesentlichen Punkten ergeben sich aber Differenzen zwischen unsern Zeichnungen. Ganz besonders fällt auf, daß die Fäden der Kernspindel in meinen Figuren rosenkranzförmig und daß die in kurzen Abständen sich folgenden Körnchen derselben grün (dunkelgrün) tingiert sind. Diese perlschnurartige Aufreihung basichromatischer Elemente erklärt mir auch hier die Möglichkeit, die Fasern durch Eisenhämatoxylin normal sichtbar zu machen, während die Reaktion mit diesem Farbstoff wiederum unverständlich bliebe, falls die Fäden nur aus oxychromatischer Substanz bestünden.

Große Sorgfalt verwendete ich ferner seit langer Zeit auf das Studium der Nucleoli. Die nun beinahe ohne Unterbrechung jahrelang fortgesetzte mikroskopische Tätigkeit zwingt mich allerdings, diesen Abschnitt etwas kurz zu fassen, weil die vielen Zeichnungen, die ich noch anfertigen möchte, gegenwärtig zu starke Anforderungen an meine Augen stellen würden. Doch werde ich das reichhaltige Material, das mir schon zur Verfügung steht und das ich noch vermehren werde, sobald als möglich verarbeiten. Hier sollen nur die Hauptresultate meiner Untersuchungen an den Nucleoli pflanzlicher Kerne notiert werden, weil sie — wie ich hoffe — ein neues Licht werfen auf verschiedene Inhaltsbestandteile der Zelle, ganz besonders auch auf die Kernbrücken. Ich stütze mich hier, nicht allein zwar, aber ganz besonders, auf die zahlreichen, sehr gelungenen Präparate nach Ehrlich-Biondi.

In erster Linie fiel mir auf, daß eine Beziehung zu bestehen scheint zwischen der Größe des Nucleolus und der Menge des Chromatins — und zwar zunächst des Basichromatins — im Kern. Diejenigen Kerne, die sehr viel Basichromatin enthielten, zeigten entweder keinen Nucleolus, oder nur einen kleinen, oder mehrere kleine. Man erkennt dies einigermaßen schon in Fig. 60, wo der vegetative Kern sozusagen gefüllt ist mit (Basi-) Chromatinkörnern, aber einen relativ kleinen Nucleolus enthält, während der reproduktive Kern umgekehrt ein riesiges Kernkörperchen, aber relativ wenig Basichromatin aufweist. Fig. 81 zeigt den Kern einer Zelle aus dem Stempel von Lilium Martagon, der ebenfalls prall gefüllt ist mit Basichromatin, aber eines Nucleolus entbehrt, während in Fig. 66, dem Kern einer Embryosackzelle, das Entgegengesetzte eintritt: Der Nucleolus ist sehr groß, das Basichromatin in geringen Mengen vorhanden.

Diejenigen unter diesen Zellen, welche den Nucleolus ganz oder beinahe entbehren, zeigen durch den Verlust oder Schwund dieses Inhaltsbestandteiles keineswegs etwa die Tendenz an, sich teilen zu wollen; sie entstammen vielmehr einem von diesem Gesichtspunkt aus völlig ruhenden Gewebe. Übrigens braucht ja, wie wir wissen, der Nucleolus bei beginnender Teilung des Kernes durchaus nicht zu verschwinden; gerade Lilium Martagon ist Beleg dafür, daß das Kernkörperchen bei Anwendung geeigneter Tinktionen noch sichtbar bleibt, nachdem die Teilung bereits in vollem Gange ist (Fig. 50).

Die Untersuchungen an Lilium Martagon, Fritillaria usw. haben mich ferner davon überzeugt, daß man oft die Zahl der Nucleolen zu klein einschätzt, und ich stelle mich hier vollständig auf die Seite Heidenhains, der auf S. 181 seines Werkes »Plasma und Zelle« sagt: »Über die Zahl der Nucleolen in Gewebezellen täuscht man sich leicht in dem Sinne, daß sie zu niedrig eingeschätzt wird; bei sehr feinen Ausfärbungen trifft man nach meiner Erfahrung gelegentlich bei Kernarten, die man genau zu kennen glaubte, plötzlich auf viele kleine und kleinste Nucleolen, die vorher übersehen wurden.« — Besonders aufgefallen ist mir diese Tatsache beim Studium derjenigen Zellen, welche die Wand der Pollenkammern bilden, aber auch bei Zellen des Stempels. Die in Fig. 54 gezeichneten sieben Nucleoli z. B. würde man wohl mit den jetzt gebräuchlichen Tinktionsmitteln schwerlich alle finden. Es fallen ja allerdings dem Beobachter im Kern der genannten, mit Eisenhämatoxylin gefärbten Zellen größere Kugeln auf, die nicht zu den kleinen Chromatinkörnchen des übrigen Kerninhaltes passen wollen, und nicht selten erkennt er im Centrum dieser Kugeln helle, beinahe farblose runde Partien; aber gestützt hierauf würde man nur mit Reserve diese Inhaltsbestandteile als Nucleoli deklarieren und hierbei offenbar manche, besonders die kleineren derselben, übersehen, d. h. dem Chromatin zugute schreiben.

Nicht selten ließen sich wahrscheinlich auch die Nucleoli in den Prophasen der Teilung — und zwar sowohl bei pflanzlichen als tierischen Zellen — länger verfolgen, wie dies jetzt der Fall ist, wenn geeignete Färbungen angewendet würden.

Die Grundmasse der Nucleoli ist — soweit ich bis jetzt gesehen — durchaus oxychromatisch. Ich stimme also auch in diesem Punkte mit HEIDENHAIN überein, wenn er auf S. 178 seines Werkes »Plasma und Zelle« betont, daß alle »echten« Nucleolen, d. h. also zunächst diejenigen einer bestimmt beschreibbaren Klasse, oxyphil seien.

Die oxyphile Grundsubstanz des Nueleolus steht mit dem Oxychromatin des Kernes in direkter Verbindung. In einer großen Zahl von Fällen sehe ich außerordentlich deutlich Fortsätze von den Nucleoli — besser aus der Grundmasse der Kernkörperchen — abgehen. Diese Fortsätze, in der oxychromatischen Grundsubstanz der Nucleolen entspringend, sind ebenfalls oxychromatisch und gehen nach außen in die oxyphile, strukturierte Grundmasse des Kernes über, indem jene Fortsätze sich in mehr oder weniger beträchtlicher Entfernung vom Kernkörperchen zu verzweigen beginnen, ganz so, wie es die den Kern mit dem Cytoplasma verbindenden Kernbrücken tun. Das dichte oxychromatische Faden- oder besser Wabenwerk des Nucleus erfüllt den letzteren ganz und steht seinerseits — wie wir wissen — vermittels der Kernbrücken wieder mit dem Oxychromatin des Cytoplasmas in direkter Kommunikation, so daß die oxychromatische Grundlage der Zellen eine kontinuierliche ist.

Die Fortsätze der Nucleoli, mit denen letztere quasi im oxyphilen Gerüstwerk des Kernes hängen, habe ich nicht überall gleich leicht, an einigen Orten überhaupt nicht gesehen. Die Deutlichkeit aber, mit welcher sie sehr häufig nachzuweisen sind und die Funktion, die ihnen höchstwahrscheinlich zukommt, legen mir den Schluß nahe, daß sie bei funktionsfähigen Nucleolen überall existieren. Sie erscheinen verschieden dick; oft sind sie sehr dünn, oft aber ziemlich robust, wie dies bereits bei den Kernbrücken hervorgehoben werden mußte. Ob die verschiedene Dicke nur dadurch zustande kommt, daß der Schnitt diese Elemente mehr oder weniger günstig trifft, oder ob letztere tatsächlich ungleich stark sind, kann ich auch hier gegenwärtig noch nicht entscheiden.

Ebensowenig ist es mir bis jetzt mit Sicherheit gelungen nachzuweisen, daß das Oxychromatin der Nucleolen strukturiert sei; doch möchte ich die Annahme derjenigen, welche die Kernkörperchen für strukturlose, unorganisierte Körper halten, nicht mehr teilen.

Netzige oder wabige Strukturen scheinen zwar oft im Nucleolus vorzukommen. Allein solche Erscheinungen treten besonders häufig in Kernkörperchen auf, welche eine größere Zahl von Nucleolen enthalten, so daß ich jene Strukturen vorläufig als durch die starke Vacuolisierung erzeugte Pseudostrukturen aufzufassen gezwungen bin. Dagegen sind mir auch Fälle begegnet, für welche diese Erklärung, meiner Ansicht nach, nicht paßt.

In den Nucleoli finde ich nun außerordentlich häufig — in gewissen Fällen sogar immer — kleinere und größere Körnchen. Diese Inhaltsbestandteile der Nucleolen sind unter Umständen sehr klein, so daß man ihre Natur nicht erkennen kann, in andern Fällen aber relativ groß und sehr leicht sichtbar. Sie finden sich z. B. im Centrum des Kernkörperchens, die größten dagegen sind meist wandständig und machen dort die Rundung des Nucleolus mit (Fig. 72, 54 usw.). Oft treten sie an der Peripherie des Kernkörperchens reihenweise nebeneinander auf (Fig. 60), oder sie umschließen letzteres wie ein Kranz und ragen dann nach außen teilweise über den Rand des Nucleolus hinaus, genau so, wie es HEIDENHAIN in Fig. 87 seines Werkes »Plasma und Zelle« zeichnet (Fig. 64*b*). Unter Umständen kleben solche Elemente auch außen dem Kernkörperchen mit breiter Basis an, wie dies Fig. 60 zeigt. Alle diese größeren Körnchen und Brocken, die teils am Nucleolus hängen, teils in seinem Innern sichtbar sind, färben sich intensiv grün, sind also basichromatisch.

Trotzdem es bei gelungenen Tinktionen nach EHRLICH-BIONDI durchaus nicht schwer ist, diese Beobachtung zu machen, habe ich der Erscheinung doch sehr sorgfältig nachgespürt, weil ich mir der Konsequenzen sofort bewußt war, die sich daraus ergeben müssen, aber ich fand meine Wahrnehmung durchaus bestätigt: Jene Elemente beherbergen basichromatische Substanz[1].

---

[1] Nachdem ich auf botanischem Gebiet Bekanntschaft mit dem EHRLICH-BIONDIschen Farbengemisch gemacht hatte, wendete ich das Verfahren auch auf das mir längst bekannte Objekt *Cyclas cornea* Lam., und zwar mit sehr gutem Erfolg an. Im Gegensatz zu KRAUSE [137] habe ich indes bei Sublimatfixation nicht besonders schöne Präparate erhalten; ähnlich wie mir erging es OBST

Die kleinsten Körnchen in den Nucleoli, von denen ich oben sprach, deren Natur festzustellen mir nicht mehr möglich war, enthalten ohne Zweifel ebenfalls Basichromatin, so daß die Zahl der basichromatischen Elemente in einem Nucleolus unter Umständen eine ansehnliche sein kann; ja es kommen Fälle vor, in denen die grünen Körnchen die oxyphile Grundsubstanz beinahe verdecken. — Die grünen Körnchen der Nucleolen scheinen etwa durch Stränge untereinander verbunden zu sein (Fig. 60, 67 usw.). Ich glaube aber nicht, daß dies tatsächlich der Fall ist; das Bild kommt, meiner Meinung nach, vielmehr dadurch zustande, daß sich Körnchen kleinsten Kalibers dicht hintereinander reihen und so fädige Strukturen vortäuschen.

Die basichromatischen Elemente der Nucleolen sitzen, wenn sie wandständig sind, nicht selten zu beiden Seiten der Basis eines Kernkörperchenfortsatzes (Fig. 66, 59 usw.); oft scheint letzterer selbst von einem solchen grünen Körnchen des Nucleolus auszugehen und nimmt dann in solchen Fällen leicht die basophile Reaktion an (Fig. 67, 68, 63 *a*, *c*, *g*, *k*). Wieder in andern Fällen mündet ein rot gefärbter Fortsatz des Nucleolus in einem basichromatischen Körnchen des Kernes (Fig. 59, 68, 63*h*, *i*), und endlich tritt das Basichromatin des Nucleus

[124, S. 163] und Prof. Hescheler-Zürich, wie letzterer mir mündlich mitzuteilen die Freundlichkeit hatte. Ausgezeichnet dagegen war die Färbung nach Fixierung mit absol. Alkohol und nach Carnoy. — Die oben an den Nucleolen pflanzlicher Zellen gemachten Beobachtungen lassen sich an den Kernen von *Cyclas* Punkt für Punkt bestätigen. Die Grundmasse des Kernkörperchens ist durchaus oxyphil, wie dies Montgomery [122] bereits bei den Eiern von Nemertinen und Gasteropoden konstatierte, und die Anwesenheit von Basichromatin in den Nucleolen der verschiedensten Zellen von *Cyclas* kann mit Leichtigkeit demonstriert werden. Ich möchte aber auf diese Beobachtungen in einer besonderen Arbeit näher eingehen. Immerhin habe ich den neuen *Cyclas*-Präparaten die Fig. 59 entnommen, welche sehr klar sowohl die Kernbrücken wie die ihnen entsprechenden Kernkörperchenfortsätze und die Anwesenheit von Basichromatin in den Nucleolen zeigt.

Carnoy hat früher schon die Nucleolen der Amphibieneier als chromatinhaltig angesprochen. Montgomery (loc cit.) dagegen sagt: »Ich bin gezwungen zu schließen, daß wahrscheinlich niemals chromatische Stränge in irgend einen Nucleolus eines Metazoons zu liegen kommen, denn ich habe in den Nucleolen bei Metazoenzellen niemals etwas Chromatinähnliches gefunden.« Die Zeichnungen, welche Carnoy entwirft, scheinen ja allerdings in diesem Punkt nicht besonders beweisend zu sein; trotzdem zweifle ich keinen Augenblick daran, daß Carnoy recht behalten wird. Denn wenn in den verschiedenen Gewebszellen von *Cyclas cornea* die Nucleolen wimmeln von basichromatischen Elementen, so ist es höchst wahrscheinlich, daß sie auch in den Kernkörperchen der Amphibieneier vorkommen, wobei es sich allerdings auch hier weniger um chromatische Stränge, als um einzelne derartige Körnchen handeln dürfte.

etwa in mehreren Zügen an den Nucleolus heran und bildet dort eine sog. »chromatische Schale«, wie dies HEIDENHAIN auf S. 179 seines Werkes »Plasma und Zelle« beschreibt. Im letzteren Fall scheint das Kernkörperchen fortsatzlos zu sein, während die »chromatische Schale« ihrerseits mit den Chromatingerüsten des Kernes in kontinuierlichem Zusammenhang steht.

Neben den genannten kleineren und größeren basichromatischen Elementen habe ich in den Nucleolen der von mir bis jetzt auf diesen Punkt untersuchten pflanzlichen Kerne (Lilium Martagon, Fritillaria imperialis, Uvularia grandiflora) als Inhaltsbestandteile häufig Vacuolen angetroffen. Sie fehlen zwar nicht gerade selten (Fig. 68, 72), sind dann aber auch wieder in großer Zahl vorhanden (Fig. 65*a*). In andern Fällen bemerkt man eine einzige, große, centrale Vacuole, während gelegentlich einige wenige kleine Vacuolen auftreten (Fig. 65*b*, *c*).

Mit kleinen Vacuolen meistens sozusagen erfüllt sind diejenigen Nucleolen, welche in den Pollenmutterzellen längere Zeit noch beobachtet werden können, nachdem die Mitose derselben bereits in vollem Gange ist[1]. Sie liegen abseits vom »Getümmel«, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, und machen ganz den Eindruck, als ob sie ihre Rolle ausgespielt hätten. Hier nun tritt etwa das Bild von netzförmigen oder wabigen Strukturen in der oxychromatischen Grundmasse des Nucleolus auf, das leicht zu Täuschungen führen kann, wenn man nicht genügend Fälle miteinander vergleicht. — Ich habe auch in diesen Kernkörperchen fleißig nach basichromatischen Elementen gesucht, aber die Ausbeute war gering: Nur in ganz seltenen Fällen konnte ich in ihnen grüne Körnchen entdecken, was mir um so mehr auffallen mußte, als in den Nucleolen anderer Zellen fast regelmäßig mehr oder weniger Basichromatin angetroffen wurde.

Aufgefallen sind mir die basichromatischen Körnchen zuerst in den Nucleolen des Pollenkornes von Fritillaria imperialis (Fig. 60). Das Kernkörperchen des »roten« Kernes ist, wie wir sehen, sehr groß und enthält im Innern, ganz besonders um die helle centrale Partie herum, eine Anzahl so leicht sichtbarer grüner Körperchen, daß auch der wenig Geübte sie im Mikroskop nicht übersehen kann. Von diesen centraleren, basichromatischen Körnchen gehen, wie Fig. 60 ebenfalls zeigt, grün gefärbte Striche gegen die Peripherie des Nucleolus ab, wo dieselben wieder in grünen Körnchen enden. Dem Kernkörperchen liegen ferner einige relativ bedeutende Portionen basichromatischen Materials außen dicht an.

---

[1] Schon FARMER [115] hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei Lilium Martagon mit dem Fortschreiten der Mitose (der Pollenmutterzellen) im Nucleolus Vacuolen auftreten. Genauer wäre es allerdings, wenn FARMER gesagt hätte, es sei eine Vermehrung derselben zu konstatieren, da Vacuolisierung der Nucleolen schon im ruhenden Kern beginnen kann.

Nachdem mir die Anwesenheit basichromatischer Elemente in den Nucleolen der Pollenkörner von Fritillaria zum Bewußtsein gekommen war, konnte die Erscheinung leicht in beliebig vielen Fällen und mit aller wünschbaren Deutlichkeit nachgewiesen werden[1].

Was das endliche Schicksal der oxychromatischen Grundmasse des Nucleolus bei der Mitose ist, kann ich noch nicht sagen; möglicherweise geht sie in dem übrigen Oxychromatin auf, mit dem sie, wie mir scheint, beständig innige Beziehung unterhält. Möglicherweise hängt daher mit dem Schwund der Nucleolen die Erscheinung zusammen, daß sich nunmehr das Oxychromatin in der Umgebung der Chromosomen — wie bereits bemerkt — intensiver färbt, als dies früher der Fall war. Während man z. B. in den Stadien, die durch Fig. 50 repräsentiert werden, vielfach Mühe hat, die oxychromatischen Strukturen zwischen den Chromosomen aufzufinden, nimmt ihre Färbbarkeit später bedeutend zu. Allerdings könnte der Zuzug auch von anderwärts erfolgen, und ich möchte diesem Punkt noch mehr Aufmerksamkeit schenken, bevor meinerseits ein Urteil gefällt werden soll.

Die Beobachtung, daß in den Nucleoli Basichromatin vorkommt, erklärt, meiner Ansicht nach, am besten das tinktionelle Verhalten dieser in ihrer Grundmasse oxychromatischen Kernbestandteile. Ich muß auch hier wieder darauf hinweisen, daß uns die außerordentliche Färbbarkeit der Kernkörperchen in HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin unverständlich bliebe, wenn ihre Masse nur aus Oxychromatin bestehen würde. Fig. 64*a* ist z. B. ein Nucleolus, mit Eisenhämatoxylin gefärbt, Fig. 63*h* dagegen ist nach EHRLICH-BIONDI tingiert. Ich glaube, es besteht kein Zweifel, daß diese beiden Nucleoli ursprünglich einander vollkommen entsprochen haben, und ich darf wohl behaupten, daß der Nucleolus Fig. 63*h*, mit Eisenhämatoxylin gefärbt, genau aussehen würde, wie das Kernkörperchen der Fig. 64*a* und daß letzteres, nach EHRLICH-BIONDI tingiert, durchaus das Aussehen der Fig. 63*h* zeigen würde. Und wir bekräftigen hier ja nur, was schon HEIDENHAIN bei der Vergleichung der fünf Leucocytenkerne des Salamanders hervorgehoben hat: Daß sich nach EHRLICH-BIONDI derjenige Bestandteil der Zelle rot färbt, der sich mit Eisenhämatoxylin normal nicht oder nur schwach tingiert. Was ist denn aber das für eine Substanz, die sich im Nucleolus mit Eisenhämatoxylin schwarzblau färbt? Und daß jene drei ovalen Körper der Fig. 64*a* zusammengehören und mit dem zwischen ihnen liegenden »Achromatin« etwas Ganzes, eben einen Nucleolus bilden, ist über jeden Zweifel erhaben.

---

[1] Eine Anzahl von Präparaten, auf die ich mich hier stütze, wurden der 92. Versammlung schweizerischer Naturforscher, die vom 5.—8. Sept. 1909 in Lausanne tagte, vorgelegt. Die anwesenden Forscher überzeugten sich leicht von der Richtigkeit meiner Angaben.

Auf unsere Frage gibt Fig. 63*h* klare Auskunft: Die in Fig. 64*a* schwarzblau tingierten ovalen Partien sind nichts andres als Basichromatin, denn sie sind in Fig. 63*h* grün (dunkelgrün) gefärbt, während das zwischen ihnen liegende »Achromatin« oxychromatischer Natur ist. Aber nicht nur diese Zwischensubstanz besteht aus Oxychromatin: Die gesamte Grundmasse des Nucleolus ist oxychromatisch, was sich sowohl aus der Vergleichung zwischen den verschiedenen Kernkörperchen, als aus der dunkelgrünen Färbung des Basichromatins ergibt. Letzteres sitzt also auch hier unzweifelhaft auf oxychromatischer Grundlage.

Der Nucleolus Fig. 64*a* erscheint fortsatzlos; tatsächlich ist er es wohl nicht, er steht höchstwahrscheinlich mit dem Oxychromatin des Kernes in Kommunikation, gerade so, wie dies beim Kernkörperchen der Fig. 63*h* der Fall[1] ist. Dort bleiben eben im Eisenhämatoxylin die zwischen den Chromatinelementen austretenden Strukturen gerade so ungefärbt, wie die oxyphile Grundmasse, der sie entspringen.

Man erkennt zwar direkt an den wenigsten Orten (z. B. in Fig. 63*k*), daß die Fortsätze des Nucleolus direkt in das Oxychromatin des Kernes übergehen, d. h. sich nach einer bestimmten Entfernung vom Kernkörperchen verzweigen; gewöhnlich (Fig. 63*c*, *d*, *g*, *h*, 68) scheinen sie in dunkelgrünen Körnchen abzuschließen, die zum Basichromatin des Kernes gehören. Ein solcher Übergang findet aber doch wohl überall statt, und die Stellen, wo dies geschieht, werden durch die meist dort deponierten basichromatischen Elemente nur verdeckt.

Die Beobachtung, daß bei Anwendung von Eisenhämatoxylin die Kernkörperchen fortsatzlos erscheinen, kann man häufig machen; in vielen Fällen sieht man aber auch bei dieser Tinktion die Fäden, die vom Nucleolus ausgehen, gefärbt, und zwar auch in Geweben, die eine vorzügliche Differenzierung aufweisen. Wieso kommt es zu einer Tinktion dieser zarten Strukturen?

Gelegentlich sind — wie gesagt — die Fäden, die aus den Kernkörperchen entspringen, sehr fein, in andern Fällen dagegen auch dicker.

---

[1] Man vgl. mit Fig. 64*a* auch das Kernkörperchen der Fig. 57.

Heidenhain hat früher schon eine ähnliche Beobachtung gemacht, wenn er in seinem Werke »Über Kern und Protoplasma« S. 124 sagt, daß von der Oberfläche des Nucleolus eine »große Anzahl Lininfädchen oder auch gröbere Chromatinbalken ihren Ursprung nehmen«.

Bereits in den Fig. 54 und 59 haben wir dicke Verbindungsstränge zwischen der oxychromatischen Kernsubstanz und derjenigen des Nucleolus wahrgenommen, und in solchen Fällen liegt — so möchte man versucht sein zu sagen — eine Wiederholung der »Kernbrücken« vor. Gerade so, wie letztere das Oxychromatin des Nucleus verbinden mit demjenigen des Cystoplasmas, so überbrücken jene den »Hof«, der in so vielen Fällen das Kernkörperchen vom »Chromatin« trennt, und wie die Kernbrücken an ihrem Ursprung flankiert werden von basichromatischen Elementen, sich nach außen verjüngen und in ein basichromatisches Körnchen münden, so sehen wir auch die größeren Kernkörperchenfäden zwischen rundlichen, kleineren oder größeren Basichromatinklümpchen hervordringen, sich nach außen merklich verjüngen und in die basichromatischen Elemente des Kernraumes münden. Es liegt also im Nucleolus und seinen Fortsätzen eine unleugbare Wiederholung derjenigen Verhältnisse vor, die wir zwischen Kern und Cytoplasma angetroffen haben, und ich schlage deshalb vor, die Nucleolarfortsätze als innere Kernbrücken und die zwischen Kern und Cytoplasma beobachteten Strukturen als äußere Kernbrücken zu bezeichnen.

Bereits Leydig machte [75, S. 87] darauf aufmerksam, daß um den einzelnen Nucleolus ein regelmäßig begrenzter, von Fäden durchsetzter Raum entstehe, »in unverkennbarer Wiederholung dessen, was Kern und Protoplasma zueinander zeigen«.

Ich habe derartige Verhältnisse zunächst häufig und sicher in den verschiedensten Kernen der Antheren von Lilium Martagon beobachtet und die Beobachtungen beim Studium der verschiedensten Präparate — auch tierischer — bestätigt gefunden (s. Fig. 59).

Die Nucleoli der Embryosackmutterzellen sind außerordentlich groß und meiner Ansicht nach gut geeignet, um chemische Reaktionen mit ihnen anzustellen; und daß die Chemie der Zelle in den Vordergrund treten wird, nachdem die physikalischen Hilfsmittel an der Grenze ihrer Leistungsfähigkeit angelangt sind, unterliegt für mich keinem Zweifel mehr.

Oft ist ein einziger relativ gewaltiger Nucleolus in der Zelle enthalten, gelegentlich bemerkt man neben dem großen noch einen kleinen[1], und unter Umständen kommen sogar zwei Kernkörperchen größeren Kalibers in einem und demselben vor.

Die Nucleolen der Embryosackzellen von Lilium Martagon sind, soweit ich bis jetzt gesehen, sämtlich kugelrund, was mir um so mehr auffiel, als hier, scheints, zur Rundung der Körperchen keine Membran nötig ist[2], während die Bläschenform des Kernes nach einigen Forschern die Anwesenheit einer Kernmembran geradezu bedingen soll. Basichromatische Elemente treten in diesen Nucleoli entschieden weniger häufig auf, als z. B. in denjenigen der Pollenmutterzellen und der Wandzellen der Pollenkammern. Die Kernkörperchenfortsätze dagegen sieht man auch hier gelegentlich sehr schön, obwohl sich die Dicke dieser Strukturen weniger nach der Größe des Nucleolus, als nach dem Reichtum des letzteren an Basichromatin zu richten scheint.

Unter den Ausläufern der Nucleolen trifft man nun bei der Färbung nach Ehrlich-Biondi durchaus nicht immer bloß rot tingierte Fortsätze an, die höchstens am äußeren Ende ein basichromatisches Element tragen: Gar nicht selten ist der Fortsatz der ganzen Länge nach grün gefärbt (Fig. 68, 63*g* usw.), mündet dann aber in solchen Fällen, so viel ich sehe, auch auf der Seite des Nucleolus nicht in die oxyphile Grundmasse desselben, sondern in ein basichromatisches Korn oder in den basichromatischen Ring, der als zusammenhängende Schicht die Peripherie des Kernkörperchens etwa umgibt, so daß in einem solchen Fall das Basichromatin des Nucleolus direkt mit dem (Basi-) Chromatin des Kernes in Verbindung steht.

Es ist wohl nicht anzunehmen, daß tatsächlich zweierlei Kernkörperchenfortsätze bestehen. Sie sind wohl alle oxyphil, wie die Grundmasse des Nucleolus, aus der sie hervorgehen, und verbinden — wie schon oben gesagt — letztere mit der oxyphilen Grundmasse des Kernes. Auch der grün gefärbten Struktur liegt also wohl Oxychromatin zugrunde, und das zarte Rot des letzteren wird nur durch das aufdringlichere Grün des jenem aufsitzenden Basichromatin übertönt.

Diese mit basophilen Substanzen behafteten Fortsätze der Nucleoli sind es nun, welche mit Eisenhämatoxylin gut sichtbar gefärbt werden, während — wie wir gesehen — die rein oxychromatischen Strukturen unter diesen Umständen unsichtbar bleiben müssen. Wenn also ein Nucleolus mit Eisenhämatoxylin keine Fortsätze zeigt, so braucht er noch nicht durchaus fortsatzlos zu sein; dies ist er erst, wenn auch das

---

[1] Zwei, drei und mehr kleine Nucleolen habe ich übrigens auch beobachtet.

[2] Nach Mann [100] soll übrigens auch der Nucleolus (pflanzlicher Zellen) von einer Membran umgeben sein. Ebenso nimmt Carnoy eine Membran an.

Ehrlich-Biondische Farbengemisch keine derartigen Strukturen mehr anzeigt.

Wie kommt nun Basichromatin in die Nucleolen hinein, und weshalb sind die oxyphilen Fortsätze der letzteren so oft mit basophiler Substanz bedeckt?

Ich glaube nicht, daß nach den bis jetzt hier beschriebenen Beobachtungen jemand auf den Gedanken kommen könnte, das in den Nucleolen vorhandene Basichromatin sei vom Kern aus hineingewandert[1]. Diese Annahme würde schon durch die Beobachtung erschüttert, daß im Innern der Kernkörperchen die basichromatischen Körnchen meistens klein sind und gegen die Peripherie hin wachsen, so daß hier, wie wir gesehen, unter Umständen recht ansehnliche Brocken dieser Substanz sich vorfinden, welche nicht selten über den Rand der Nucleolen hinausragen und anderseits einander oft so nahe treten, daß sie eine scheinbar ununterbrochene periphere Schicht erzeugen. — Die basophile Deckung vieler Kernkörperchenfortsätze stände allerdings nicht im Widerspruch mit jener Idee; dagegen würde weder die Form dieser Strukturen noch die Verteilung und Anordnung basichromatischer Körnchen an denselben sehr zu ihren Gunsten sprechen, so wenig ein Stofftransport auf den Kernbrücken vom Cytoplasma aus in den Nucleus hinein wahrscheinlich ist. Endlich wäre nicht recht einzusehen, weshalb Basichromatin in die Nucleolen hinein verfrachtet werden sollte, eine Substanz, an deren Erhaltung die Zelle sichtlich ein größtes Interesse hat, während sie in den vergänglichen Nucleolen einem sicheren Untergang, einem gründlichen chemischen Abbau entgegengehen würde. — Angesichts des ungemein häufigen und — wie gesagt — leicht zu demonstrierenden Vorkommens von basichromatischen Elementen in den Nucleolen ist die Ansicht derjenigen Forscher wohl nicht mehr haltbar, die in den Kernkörperchen ein Ausscheidungsprodukt des Chromatins oder ein Abspaltungsprodukt des cellulären Stoffwechsels erblicken wollen.

Es ist vielmehr sicher, daß die in den Kernkörperchen konstatierten basichromatischen Elemente in diesen Nucleolen selbst entstanden sind. Der Nucleolus würde dann gleichsam die chemische Fabrik repräsentieren, in der das Basichromatin aus oxyphiler Substanz auf irgend eine Weise erzeugt und nach außen — zunächst in den Kern, dann ins Cytoplasma — transportiert wird. Diesen Transport besorgen oxychromatische Bahnen: Die Kernkörperchenfortsätze leiten das Basichromatin in den Kern, wo der größte Teil desselben deponiert bleibt, während ein anderer Teil auf den ebenfalls oxyphilen äußeren Kernbrücken schließlich in das Cytoplasma hinüber gerät. Die nach Ehrlich-Biondi sich grün färbenden Kernkörperchenfortsätze wären — so möchte man sagen — in flagranti bei diesem Transport ertappt worden und wir könnten nunmehr auch begreifen, weshalb diese Strukturen so häufig in basichromatischen Elementen des Kernes abzuschließen scheinen (vgl. dazu Fig. 59). Diese Auffassung erklärt uns auch die Beobachtung, daß die Basis der Kernbrücken — der inneren sowohl wie der äußeren — umstellt wird von Basichromatin: Diese Chromatinkügelchen sind für den Transport nach außen bestimmt, ihre Substanz fließt auf der oxychromatischen Bahn der Kernbrücken früher oder später nach außen ab.

---

[1] Obst [124] nahm dies zwar an, wenn er S. 176 sagt, das erythrophile Stück des Keimfleckes (seiner Fig. 12 u. 13, Taf. XII) stamme vermutlich von dem erythrophilen Chromatin des Keimbläschens ab (s. auch S. 182 seiner Arbeit).

Betrachten wir die Nucleoli von diesem Standpunkt aus, so erklärt sich nicht nur ihr sonst unverständliches tinktionelles Verhalten, sondern auch ihr Verschwinden während der Mitose des Kernes: Soll das Basichromatin auf zwei Tochterzellen genau verteilt werden, so hätte es ja keinen Sinn, unterdessen — also während des Teilungsaktes — weiter Chromatin zu erzeugen; der »Betrieb« wird daher eingestellt und das Geschäft — man gestatte mir den Ausdruck — wird liquidiert. Es wäre uns auch die Beobachtung verständlich, daß die Nucleolen, welche noch im Kernraum der Pollenmutterzelle liegen, während das Basichromatin sich zur Teilung anschickt, meistens frei von Basichromatin sind, während sie früher reichlich dunkelgrüne Körnchen enthielten. Diese Nucleolen würden dann in der Tat — was wir schon oben angedeutet — funktionslos geworden sein, und ihre Vacuolisierung wäre ein Zeichen des beginnenden Zerfalles.

Nachdem die Teilung erfolgt und jeder der Tochterkerne mit der Hälfte des ursprünglich der Mutterzelle zukommenden Quantums an Basichromatin ausgestattet ist, treten auch die Nucleoli wieder auf, die sofort daran gehen, den Ausfall an Chromatin zu decken.

Es ist übrigens nicht gesagt, daß die Kernkörperchen nur dann frei an Basichromatin seien, wenn sie ihre Funktion eingestellt und für das Leben der Zelle vorläufig bedeutungslos geworden sind: Die großen Nucleoli in den chromatinarmen Embryosackmutterzellen, die ebenfalls kein oder nur wenig Basichromatin enthalten, können des letzteren ganz oder teilweise entbehren, weil die Bildung dieser Substanz noch nicht begonnen hat. Damit in Zusammenhang stünde wieder die oben bereits angedeutete Beziehung zwischen Basi- und Oxychromatin des

Kerns, deren Massenentfaltung einander umgekehrt proportional zu sein scheint. In der Tat habe ich nie die größten Nucleolen am reichlichsten mit basichromatischen Körnchen besetzt gefunden, sondern mittlere bis kleine, und während dort der Kern arm ist an Basichromatin, finde ich ihn hier erfüllt mit den Körnchen dieser Substanz, und ich kann mir denken, daß die Reduktion der Nucleolarmasse davon herrührt, daß ein großer Teil derselben als Basichromatin — zum Teil wohl auch als Oxychromatin — in den Kern und das Cytoplasma hinausgewandert ist. — Die Nucleolen spielen also in der Tat im Stoffwechsel der Zelle eine Rolle; dagegen wechselt, wir wir sehen, auf diesem Gebiet ihre Bedeutung: Sie sind nicht Abbauprodukte, nicht Zerfallprodukte des (Basi-) Chromatins, sondern Ausgangsmaterial für das letztere; sie entstehen nicht aus Chromatin, sondern erzeugen Chromatin.

Dem Mikroskopiker, der sich dem Studium der Zelle zu widmen beginnt, muß sofort auch die Anordnung des (Basi-) Chromatins im »ruhenden« Kern auffallen. Daß hier nicht der Zufall herrscht, sondern Gesetzmäßigkeit, steht wohl außer Zweifel. Und diese gesetzmäßige Anordnung kommt uns am deutlichsten zum Bewußtsein, wenn ein Nucleolus vorhanden ist. Letzterer steht also nicht außerhalb dieser Gesetzmäßigkeit, sondern bringt sie erst klar zum Ausdruck. Auch auf die verschiedenen Stadien der Mitose, wo die gesetzmäßige Anordnung des Chromatins längst bekannt und studiert ist, dürfte der Nucleolus indirekt nicht ohne Einfluß sein. Diesen festzustellen ist uns allerdings bis jetzt noch nicht gelungen, weil — spätestens vor Beginn der Kernspindelbildung — das Kernkörperchen seine Individualität einbüßt. — Schon in meiner kleinen Arbeit »Einiges über Zell- und Kernstruktur« habe ich (S. 370) hervorgehoben, daß die Chromatinsubstanz im Kern auf den Nucleolus hin tendiere, ohne allerdings dort schon die Ursache des regulierenden Einflusses des letzteren richtig erkannt zu haben. Unter Berücksichtigung der oben beschriebenen Beobachtungen dürfte nun aber jene Erscheinung ebenfalls verständlicher werden, und auch hier müssen wir die Interpretation umkehren: Das Chromatin zeigt sich in seiner Anordnung nicht deshalb abhängig vom Nucleolus, weil es von diesem angezogen wird, sondern weil es von ihm abstammt. Auch Obst (loc. cit.) macht an verschiedenen Orten seiner Abhandlung darauf aufmerksam, daß eine Beziehung bestehe zwischen dem Chromatin und den Keimbläschen, so z. B. auf S. 176, wo er sagt: »Auffallend ist es, daß sich das rote Chromatin hauptsächlich in der Gegend dieser erythrophilen Partie des Keimfleckes angesammelt hat.« . . . oder auf S. 178: . . . »Auffallend ist es, daß fast immer die gröberen Ansammlungen des rotgefärbten Chromatins dicht oder wenigstens ziemlich nahe bei dieser kleinen Partie des Kernkörpers liegen und genau dieselbe Nuancierung im Farbenton zeigen, wie das Paranuclein«. . . .

Sehr deutlich in dieser Beziehung spricht z. B. auch Fig. 66. Das Kernkörperchen wird zwar von vielen andern in bezug auf Größe erheblich übertroffen, aber es gibt einige Verhältnisse außerordentlich klar wieder. Zunächst kann das geübte Auge mit Leichtigkeit mehrere Kernkörperchenfortsätze sehen, die, aus der oxychromatischen Grundmasse entspringend, in grünen Körnchen enden und an ihrem Ursprung — aber noch innerhalb der Peripherie des Nucleolus — ebenfalls basichromatische Elemente zeigen, also das Ebenbild der Kernbrücken repräsentieren. Von den grünen Endpunkten der Nucleolarfortsätze gehen nun nach allen Richtungen basichromatische Körnchenreihen ab, und zwar kann man sie nicht selten bis an die Peripherie des Kernes verfolgen, wo sie sich etwa gabeln oder auch reichlicher verzweigen. Eine dieser Körnchenreihen (links unten im Bilde) endet in einem Chromatinkörperchen, das eine Kernbrücke flankiert. — Es scheint Tendenz vorzuwalten, das Basichromatin besonders peripher im Kern anzuordnen, und das Präparat erweckt durchaus den Eindruck, als ob Ströme plötzlich zum Stillstand gekommen und erstarrt wären, ganz besonders wenn man in der Figur den unteren der beiden Chromatin-»Tropfen« links oben ins Auge faßt, der etwa die Form einer Glasträne hat. — Dieser Kern zeigt außerordentlich deutlich, daß ein — vielleicht sehr langsames — Fließen in seiner Substanz von innen nach außen vor sich ging und daß diese Strömung basichromatische Elemente aus dem Centrum, dem Nucleolus, gegen die Peripherie führt, wo sie sich zunächst wohl anhäufen mögen und von wo aus sie den Weg ins Cytoplasma nehmen.

Andere Embryosack(-mutter-)zellen zeigen diese Strömung vom Kernkörperchen aus nicht weniger deutlich wie Fig. 66. Die Kerne dieser Zellen zeigen ferner eine Erscheinung, die ich in der Fig. 66 ebenfalls wiederzugeben mich bemühte: Der Grundton des Kernschnittes ist nicht etwa rötlich, wie ich es in den chromatinreichen Nuclei zu sehen gewohnt war, sondern ein sehr lichtes Grün, und man beobachtet ein sehr feines, außerordentlich schwach grünlich gefärbtes Netzwerk, das den Kernraum erfüllt. Rötlich schimmern nur die Randpartien des Kernes und die zwischen den einzelnen Elementen der Körnchenreihen etwa sichtbaren Verbindungsfäden, so daß man den Eindruck gewinnt, die vom Nucleolus ausgehenden stromartigen Bahnen bestünden aus oxychromatischer Grundsubstanz, in der microsomale basichromatische Elemente suspendiert seien.

Das vorläufig noch beinahe neutral, jedenfalls sehr schwach sauer reagierende Grundnetz des Kernes wird vermutlich später oxyphil und dürfte zum oxychromatischen Maschenwerk des Nucleus werden, in welchem, wie wir gesehen, die Kernkörperchen fixiert sind.

Die Existenz von Kernbrücken — inneren, welche die oxychromatische Grundmasse des Nucleolus mit derjenigen des Kernes verbinden, und äußeren, welche aus der letzteren in das Cytoplasma führen — erklärt uns nun auch die Existenz der »Höfe«, die als lichte Zonen, denen jede netzige Struktur fehlt, sowohl Kern wie Kernkörperchen umgeben.

Korschelt [99] sagt auf S. 107 über den freien Raum in der Umgebung des Kernes folgendes: »In den Zellen verschiedener Gewebe bemerkt man oft in der Umgebung des Kernes eine besonders differenzierte Zone, die von den Autoren als Hohlraum oder freier Raum um den Kern angesprochen wird. Da an konservierten Präparaten oftmals infolge von Kontraktion des Kernes ein ähnliches Bild zustande kommt, so hat man diese Zone vielfach als Schrumpfungserscheinung gedeutet. . . . Diese Deutung mag in vielen Fällen berechtigt sein, in andern ist sie es nicht. Man bemerkt die in verschiedener Breite den Kern umziehende Zone auch an lebenden Kernen und kann sie dann an Präparaten in überzeugender Weise darstellen. Leydig [75, 90 usw.] hat die Zone um den Kern wiederholt beschrieben, und es ist hierbei ein Irrtum nicht möglich.« — His [40] sah die Zone an Eiern von Knochenfischen und von Götte [42] wurde sie beobachtet bei der Unke. Griesbach [93, S. 50] sah den Kern der roten Blutkörperchen von *Arca tetragona* von einer hellen Zone umgeben, »welche den Eindruck macht, als hätte er seine Lage in einer Höhlung, die er nicht vollständig ausfüllt«. Ich selbst habe in der Arbeit über *Cyclas cornea* [127] auf den »Hof« aufmerksam gemacht, der den Kern umgebe und ihn seither an lebendem wie an fixiertem Material pflanzlicher sowohl wie tierischer Gewebe häufig gesehen. — Helle Höfe um die Kerne herum wurden ferner beobachtet von Lieberkühn [34], Solbrig [37], Heitzmann [39], Heider [56] und Brass [78].

Griesbach (l. c., S. 50) sagt: »Wenn ich mich nicht irre, war Ransom [28] der erste, der eine solche Höhlung beobachtete, die Leydig später als ‚freier Raum' um den Kern beschrieb.«

Aber bereits im Jahre 1861 schreibt Owsjannikow [8]: »J'ai souvent remarqué un espace vide, dans tout le milieu de la cellule: C'est là, que se trouve le noyau«... und in seiner Fig. 41 bildet er diesen »Hohlraum« ab.

Ransom kann aber auch deshalb die Priorität jener Entdeckung nicht zugestanden werden, weil sie von **Frommann** reklamiert wird. In demselben Jahr (1867), in welchem **Ransom** seine »Observations« publizierte, erschien auch das Werk **Frommanns**: »Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarks. II. Teil«, wo es S. 35 heißt: »Die Kerne waren ziemlich groß, meist doppelt konturiert und zum Teil von einem ähnlichen, nur breiteren lichten Hof umgeben, wie er sich um die Kerne der Lippenepithelien fand.«

Und auf S. 140 seiner im Jahre 1864 erschienenen Arbeit: »Über die Färbung der Binde- und Nervensubstanz des Rückenmarkes« usw. sagt **Frommann**: . . . »Der Kern ist meist deutlich konturiert, rund oder oval, seltener birn- oder spindelförmig, oft unregelmäßig begrenzt. . . . Vom Zellparenchym erscheint er nicht selten durch einen schmalen, lichten Saum längs eines geringeren oder größeren Teiles seines Umfanges getrennt« . . . — Fig. 9 demonstriert ihn samt der doppelten Kernkontur.

Es wäre in der Tat sehr merkwürdig gewesen, wenn **Frommann** diese Beobachtung nicht gemacht hätte, er, dessen mikroskopische Leistungen geradezu staunenerregend, bis jetzt aber — wie ich sehe — viel zuwenig gewertet worden sind.

Die Figuren des oben genannten Werkes: »Untersuchungen« usw. sind ja allerdings zum Teil primitiv und lassen die Unzulänglichkeit der damals dem Mikroskopiker zu Gebote stehenden Mittel unschwer erkennen; desto mehr aber zwingt mir der Text die höchste Bewunderung ab, und stellenweise könnte ich ihm — wie sich aus dem Literaturerzeig ergeben wird — meine eigenen Abbildungen unterschieben. Letztere wurden aber zu einer Zeit angefertigt, wo ich von **Frommanns** Abhandlungen noch keine Ahnung hatte.

Ein heller Hof um den Nucleolus wurde von **Eimer** in seinen verschiedenen Publikationen beschrieben. »Bei Gelegenheit einer genaueren Untersuchung der Maulwurfsschnauze auf ihren Bau als Tastwerkzeug wurde er hin und wieder, besonders an den Zellkernen des Rete Malpighi auf eine eigentümliche Struktur aufmerksam. Um die Nucleolen dieser Zellkerne nämlich fand sich regelmäßig ein heller Hof, der auf seiner ganzen Oberfläche gegen den übrigen feingranulierten Kerninhalt durch einen Kreis oder besser eine Schale stärker hervortretender Knötchen abgesteckt wurde. Die gleiche Erscheinung konnte dann später durch Eimer in frischen, wie mit Reagenzien behandelten Kernen von Ectoderm-, Sinnes- und Ganglienzellen einiger Trachymedusen (*Aegineta*, *Carmarina*) und Ctenophoren (*Beroe*), ferner in den Kiemenepithelien des Axolotl, in Bindegewebszellen, Zellen der glatten Muskulatur, kurz in den verschiedensten Zellen der verschiedensten Tiere nachgewiesen und so zu einer allgemeinen Eigenschaft des Zellkernes erhoben werden. Durch den hellen Hof, welchen Eimer Hyaloid nennt, senken sich von den Körnchen aus feine Fädchen in radiärer Richtung gegen den Hauptnucleolus oder einen diesen vertretenden Nebennucleolus und verschmelzen teilweise mit der Substanz desselben. Nur in selteneren Fällen ist das ganze System der Radiärfasern deutlich, wie denn überhaupt die Körnchenschale in ein und derselben Zellenart bei gleicher Behandlungs- und Untersuchungsweise bald schärfer, bald weniger charakteristisch ausgebildet sein kann. Im letzteren Falle sind dann die körnigen Elemente der Schale sehr fein und von gleicher Größe, wie die Körnchen im peripheren Teile des Kernes, welche Eimer als die optischen Durchschnitte von netzartig im Kern verzweigten Protoplasmafäden auffaßt. Es lag nun der Gedanke nahe, auch die »Komponenten« des Körnchenkreises von diesem Gesichtspunkt aus zu betrachten, und Eimer behält sich wohl auch die Möglichkeit vor, daß es sich hierbei vielleicht um optische Durchschnitte von rechtwinkelig umbiegenden Radiärfasern handeln könne.« . . .

Pflücke, dessen Abhandlung [106] ich diese Stelle über Th. Eimer entnommen[1], hat den Körnchenkreis in den Nervenzellen von Mollusken, besonders in denen von Muscheln, gesehen, wo mitunter selbst das vollständige Strahlensystem mit den zugehörigen Körnchen entwickelt war; ja in einem Falle wollte es ihm scheinen, als ob von dem einen Körnchen ein feines Fädchen peripheriewärts gegen die Kernmembran zöge.

Nach Pflücke sind die vom Kernkörperchen ausgehende Strahlung und das mit der Körnerschale in Verbindung stehende Fasersystem gleichwertige Bildungen. — Die Elemente des Körnchenkreises treten nach Eimer und Pflücke in zwei Größen auf: Als feinere, in der Größe von den übrigen Granulationen des Kernes nicht abweichende und als größere Körnchen mit stärkerem Glanze. Die ersteren stellt PFLÜCKE den gewöhnlichen Chromatinkörnchen an die Seite, während ihn die andern nach Größe und Glanz vielmehr an Nucleolen erinnern. Auch LEYDIG hat [75, S. 87], wie wir bereits gesehen, auf einen von Fäden durchsetzten Raum um den einzelnen Nucleolus hingewiesen.

---

[1] Pflücke bezeichnet jedoch mit Unrecht Eimer als denjenigen, der zuerst auf die die Nucleolen umgebenden hellen Höfe aufmerksam machte. Frommann hat schon 1864 [14, S. 129] »vom Kernkörperchen ausgehende Fäden wahrgenommen, die . . . . z. T. bereits innerhalb des Kernes wieder verschwanden, nachdem sie den lichten und schmalen, das Kernkörperchen häufig einfassenden Hof durchsetzt« . . . .

OBST [124, S. 189] gibt als ein Hauptkriterium des »Nebenkeimflecks« eine helle Zone rings um ihn an, »so daß er wie von einem Hofe umgeben erscheint,« und

R. W. HOFFMANN [138] hat in den Zellen der Embryone von *Nassa mutabilis* Lam. »auf frühen Stadien nicht selten um den Nucleolus einen hellen Hof gesehen«.

Bei den pflanzlichen Zellen hat — so weit ich jetzt sehe — ROSEN [133, 134] zuerst oder besonders darauf aufmerksam gemacht, daß die Nucleolen von einem körnchenfreien, bei den gewöhnlichen Färbungen farblos bleibenden Hofe umgeben seien. Nach MANN [100] soll ferner — wie oben bereits betont wurde — der Nucleolus von einer porösen Membran umgeben und der Hof von radial verlaufenden Fasern durchzogen sein, welche sich in die übrige Kernmasse fortsetzen. MANN bemerkt, daß diese Fasern durch Hämatoxylin nicht färbbar und nur infolge ihres geringeren Brechungsindex sichtbar seien. (Nach ZIMMERMANN [119], S. 40/41.)

FLEMMING [73] ist geneigt, die hellen Räume um die Nucleolen als optische Erscheinungen (»Reflexhöfe«) oder als Kunstprodukte aufzufassen. Er sagt S. 153: . . . »Es trennt sich öfter einmal durch eine leichte Schrumpfung das Stranggerüst des Kernes von dem Umfang des Nucleolus, so daß eine Spalte entsteht. . . . Bei gleicher Behandlung findet man viele andere Kerne in denselben Objekten, bei denen die Spalte ganz oder fast fehlt, oder von Brücken durchsetzt ist; es handelt sich hier also um ein leichtes Kunstprodukt.«

Ich beabsichtige nicht, hier näher auf die Literatur über Nucleolen einzugehen; dagegen will ich noch einmal auf die Hauptpunkte, die meine Untersuchung zutage förderte, aufmerksam machen.

In erster Linie muß ich betonen, daß sich die Nucleolen in pflanzlichen und tierischen Zellen übereinstimmend verhalten. Hier wie dort ist ihre Grundsubstanz durchaus oxychromatischer Natur. Die meisten Zellen, sowohl pflanzlicher wie tierischer Gewebe, weisen Kernkörperchen auf, oft einzeln, oft aber in großer Zahl. So habe ich in Kernen aus der Ovulumanlage von *Tradescantia virginica* auf einem einzigen Schnitt durch einen Nucleus bis zu 15 zwar kleine, aber sehr deutliche Kernkörperchen gezählt. In solchen und zahlreichen andern

Fällen verraten die gewöhnlichen Tinktionsmittel gar keine oder nur wenige Nucleoli. — Es ist auch schon die Vermutung ausgesprochen worden, es dürften Kerne ohne Kernkörperchen gar nicht existieren. Ich kann mich gegenwärtig dieser Meinung nicht anschließen; denn in über 900 nach EHRLICH-BIONDI tingierten Schnitten durch Pollenkörner von Scilla sibirica habe ich nur in wenigen Fällen einen Nucleolus oder Spuren eines solchen im vegetativen Kern angetroffen. Dafür sind diese Kerne, wie die Fig. 61 und 69 zeigen, prall gefüllt mit Basichromatin, so daß ich geneigt bin, anzunehmen, die oxychromatische Grundmasse der Kernkörperchen, die ohne Zweifel auch hier einmal existierten, habe sich ganz in Basichromatin verwandelt.

In pflanzlichen sowohl wie in tierischen Geweben enthalten die Nucleoli außerordentlich häufig größere und kleinere Körnchen oder Kügelchen, welche sich im EHRLICH-BIONDIschen Farbengemisch grün bis dunkelgrün färben, also basichromatischer Natur sind. Man trifft sie sowohl in Kernkörperchen an, die daneben noch Vacuolen enthalten, als in solchen, denen Vacuolen fehlen. Mit der Vacuolisierung des Nucleolus haben diese Elemente jedoch nichts zu tun; sie werden sogar in dem Maße seltener, wie der Prozeß der Vacuolisierung fortschreitet. — Die basichromatischen Elemente sind rund und treten sowohl im Centrum wie an der Peripherie der Kernkörperchen auf; dort sind sie indes seltener und kleiner, wie hier, ragen nicht selten über den Rand der Nucleolen hinaus und treten unter Umständen zu scheinbar ununterbrochenen Ringen oder Schalen zusammen. Es kann vorkommen, daß die rote Grundmasse des Kernkörperchens bis auf einen kleinen Rest bedeckt ist von den basichromatischen Körnchen.

Die Nucleolen pflanzlicher wie tierischer Zellenkerne weisen oxychromatische Fortsätze auf, welche mit dem oxychromatischen Gerüstwerk des Kernes in direkten Zusammenhang treten. Diese Nucleolarfortsätze entsprechen auch in der Form durchaus den sog. Kernbrücken. Ich habe jedoch recht häufig Fortsätze der Nucleolen angetroffen, welche nicht zwischen Chromatinelementen austraten, während mir, wie früher schon betont wurde, bis jetzt keine Kernbrücken zwischen Nucleus und Cytoplasma begegnet sind, die jener »Brückenposten« entbehrt hätten.

Unter Umständen sind die Nucleolarfortsätze mit basichromatischer Substanz bedeckt, dann scheint der Nucleolus direkt im Chromatingerüst des Kernes zu hängen, während hier tatsächlich der Kern in einem Stadium überrascht wird, in dem basichromatische Substanz aus dem Kernkörperchen auf den Nucleus überfließt. Es sind mir auch etwa äußere Kernbrücken begegnet, die grün tingiert waren, doch das sind Ausnahmen. Die Beobachtung, daß innere Kernbrücken (Nucleolarfortsätze) sehr viel öfter basichromatische Deckung zeigen als äußere, mag vielleicht darin begründet sein, daß der Transport basichromatischen Materials aus dem Nucleolus in den Kern sehr viel lebhafter betrieben wird, wie von hier in das Cytoplasma, dessen Gehalt an Basichromatin ja auch wesentlich geringer ist, wie der des Kernes.

Beide Fortsätze nun, die inneren sowohl wie die äußeren Kernbrücken, verlaufen eine Strecke weit unverzweigt. Die Länge dieser Strukturen ist ungleich; oft ist sie ansehnlich, oft gering. Ob die verschiedene Länge in der Natur dieser Dinge begründet ist, oder auf Einwirkung der Reagenzien zurückgeführt werden muß, wage ich noch nicht zu entscheiden. Das erstere scheint mir das Wahrscheinlichere zu sein; denn gar nicht selten habe ich in einem und demselben Objekt unter Anwendung derselben Reagenzien verschieden lange Kernbrücken (besonders äußere) beobachtet.

Die Zahl der Nucleolarfortsätze ist sehr verschieden. Dasselbe wurde oben von den äußeren Kernbrücken behauptet. Sie können auch ganz fehlen; so viel ich aber gesehen, ist dies nur dann der Fall, wenn der Nucleolus aus dem Kernverband bei Anlaß der Mitose des Nucleus austritt, um schließlich zu verschwinden. In einem ruhenden Kern habe ich unter Anwendung des EHRLICH-BIONDIschen Farbstoffgemisches bis jetzt bei pflanzlichen sowohl wie bei tierischen Zellen höchst selten einen durchaus fortsatzlosen Nucleolus angetroffen (s. auch S. 42).

In einiger Entfernung vom Kernkörperchen beginnen sich seine Fortsätze zu gabeln, bzw. zu verzweigen, genau so, wie dies die äußeren Kernbrücken in etwelcher Distanz vom Nucleus aus tun. Die sog. »Höfe« um den Kern und das Kernkörperchen sind nun nichts anderes als die Zonen, in welchen die Kernbrücken (innere und äußere) unverzweigt verlaufen, und diese Partien sind deshalb heller als die übrigen Teile der Zelle, weil sie nicht netzig sind.

Ich bin also vollkommen davon überzeugt, daß die »Höfe«, welche ich um die Kerne sowohl wie um die Kernkörperchen herum erblicke und sowohl in pflanzlichen wie in tierischen Geweben, im lebenden und konservierten Zustande derselben mehr oder weniger deutlich gesehen habe, keine Kunstprodukte sind. Zugegeben muß ja werden, daß unter Umständen die Reagenzien schrumpfend, quellend usw. einwirken und gerade die in Frage stehenden »Höfe« in einer Mächtigkeit zeigen, die ihnen in Wirklichkeit nicht zukommt. Es kann aber auch der entgegengesetzte Fall eintreten: Diese Höfe können unter der Einwirkung fixierender Substanzen verschwinden, wenn sich das Cytoplasma gegen den Kern hin zurückzieht, wie dies ganz deutlich in Fig. 27 auf Taf. 1 der Fall war, oder wenn — worauf STRASBURGER [64, S. 162] hinweist — das Reagens an der Zellmembran so starke Quellungserscheinungen hervorruft, »daß schließlich der protoplasmatische Inhalt zu einem soliden Ballen zusammengedrückt wird«.

Ich habe mein möglichstes getan, derartige Einwirkungen der Reagenzien entweder ganz zu vermeiden oder doch den Betrag des Fehlers, den sie bedingen, genau kennen zu lernen. Aus diesem Grunde habe ich — wie früher betont — eine Reihe der gegenwärtig gebräuchlichsten Fixierungsmittel auf eine und dieselbe Zellenart einwirken lassen, anderseits dieselben Chemikalien auf verschiedene Individuen, pflanzliche sowohl wie tierische, angewendet. Soweit es immer anging, wurden endlich die fixierten und tingierten Präparate mit den lebenden Objekten verglichen. Treten nun unter allen diesen Bedingungen die »Höfe« auf, so kann doch wohl kaum mehr von Kunstprodukten gesprochen werden, um so weniger, als gewisse Einrichtungen in der Zelle — das sind eben die Kernbrücken — eine solche von netzigen Strukturen freie, also relativ helle Zone, geradezu bedingen.

Auch OBST [loc. cit., S. 189] ist es zweifelhaft, »ob die erwähnten hellen Räume wirklich als Kunstprodukte aufzufassen und nicht vielmehr in der Konstitution des Kernes bedingt sind«.

Wiederholt wurde nun schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Grundsubstanz der Nucleolen pflanzlicher sowohl wie tierischer Zellen oxychromatischer Natur sei. Aber ich zweifle daran, daß dieses Oxychromatin chemisch demjenigen des übrigen Zellinhaltes vollständig oder immer entspreche. Bereits bei der Tinktion mit EHRLICH-BIONDIscher Lösung erkennt man in sehr vielen Fällen, daß das Oxychromatin des Nucleolus sich intensiver rot färbt, wie dasjenige des Kernes oder des Cytoplasmas: Leuchtend rot hebt sich jenes auch dann noch unter Umständen aus dem Schnitte ab, wenn seine Umgebung nicht besonders stark gefärbt ist. Nur bei beginnender Mitose treten um die Chromatinschleifen und zwischen ihnen oxychromatische Fasersysteme auf, die in ihrer hochroten Nuance mit der Färbung der Kernkörperchen konkurrieren können.

Ganz besonders aber fällt der angedeutete Unterschied auf, wenn wir Schnitte, nach EHRLICH-BIONDI gefärbt, mit Eisenhämatoxylinpräparaten vergleichen. Sehen wir uns einmal darauf hin z. B. Querschnitte durch die Antheren von Uvularia grandiflora an.

In den Nucleolen der Wandzellen der Pollenkammern dieser Pflanze begegnet man bei Ehrlich-Biondischer Tinktion — ich darf wohl sagen ausnahmslos — basichromatischen Körnchen, welche in die rote Grundmasse eingelagert sind. Bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode dagegen ist der ganze Kernkörperchenquerschnitt dieser Zellen gleichmäßig schwarzblau gefärbt, während die übrigen oxychromatischen Bestandteile nicht oder nur schwach tingiert sind. Nur dann, wenn man mit Eisenalaun sehr stark differenziert, kann man die Körnchen, die nach Ehrlich-Biondi grün werden, im Nucleolusquerschnitt sich etwas abheben sehen, weil sie den Farbstoff zäher festhalten als die übrigen Teile des Kernkörperchens, die daher rascher verblassen.

Die Fig. 72, 73 und 74 sind Schnitten durch Pollenmutterzellen von Uvularia grandiflora entnommen, und zwar gefärbt nach Ehrlich-Biondi. Das Kernkörperchen der Fig. 72 enthält deutliche basichromatische Elemente, während der Nucleolus der Fig. 73 aus einer Zelle desselben Faches Körnchen erhält, die in einer Mischfarbe zwischen Rot und Grün tingiert sind. Fig. 74 endlich zeigt einen Nucleolus, auf dessen Schnitt ich überhaupt keine besonderen Differenzierungen wahrzunehmen imstande war. Alle diese Schnitte, die in Ehrlich-Biondischer Lösung verschieden ausfallen, würden in Eisenhämatoxylin voraussichtlich dasselbe Aussehen zeigen. Ich schließe dies daraus, weil ich tatsächlich in Hunderten von Schnitten, die aus derselben Serie stammen, wie die soeben erwähnten der Fig. 72 bis 74, aber zum Vergleich mit diesen eine Eisenhämatoxylinfärbung erhielten, keine wesentlichen Unterschiede in den Schnitten durch die Nucleolen angetroffen habe. Der erste Schnitt dieser nach Heidenhain tingierten Präparate folgt aber in der Serie unmittelbar auf den letzten Schnitt des nach Ehrlich-Biondi behandelten Objektträgers, so daß also in beiden Fällen dieselben Objekte zur Tinktion kamen.

Ich muß aus solchen Beobachtungen den Schluß ziehen, daß das Oxychromatin des Nucleolus chemisch dem Basichromatin näher steht, als das Oxychromatin des übrigen Zellinhaltes und daß die oxyphile Grundmasse des Kernkörperchens sich fortwährend in Basichromatin verwandelt — jene Körnchen mit der Mischfarbe würden ein solches Übergangsstadium repräsentieren. Das Basichromatin ist ursprünglich wohl diffus in der Nucleolarmasse verteilt und wird erst nach und nach zu Körnchen geformt, deren wahre Natur allerdings erst festgestellt werden kann, nachdem sie durch fortgesetztes Wachstum einige Dimension angenommen haben.

Es kann aber auch vorkommen, daß sich — wie wir bereits gesehen — die beiden Methoden nicht ergänzen, sondern in ihren Resultaten sich decken, wie aus einem Vergleich der Fig. 64*a* und 63*h* erhellt oder wie es zutrifft, wenn die Kernkörperchen, mit Vacuolen erfüllt (Fig. 65*a*), bei beginnender Mitose des Kernes ihrer Auflösung entgegengehen: Die oxychromatische Grundmasse des Nucleolus wird alsdann durch Eisenhämatoxylin nicht mehr oder nur sehr schwach gefärbt, vermutlich deshalb, weil die Produktion von basichromatischen Elementen sistiert, bzw. ihr Vorrat in den Nucleolen abgegeben worden ist.

Von dem neuen Standpunkt aus, von dem wir hier die Kernkörperchen betrachten, sind jedenfalls auch die sonderbaren und bis jetzt unverständlichen Verhältnisse besser zu beleuchten, wie sie bei Mollusken usw. vorkommen und von Obst [loc. cit.] zuletzt noch eingehend beschrieben worden sind. Auch er macht wiederholt auf Änderungen aufmerksam, die sich in der chemischen Zusammensetzung der Nucleolen zu vollziehen scheinen; ich werde aber auf eine Vergleichung meiner Befunde mit den Resultaten seiner Arbeit erst eingehen, wenn mir Material, nach seiner Methode gefärbt, zur Verfügung stehen wird.

Umsonst habe ich in meinen vielen und nach den verschiedensten Methoden behandelten Präparaten nach einer Kernmembran gesucht. Die Untersuchung der Kernverbindungen mit dem Cytoplasma lenkte naturgemäß meine Aufmerksamkeit fortwährend auf den Kernrand; aber weder im optischen Durchschnitt des Nucleus noch an den Schnitträndern mikrotomierter Kerne[1], wo ja nach Heidenhain die Kernmembran ganz besonders gut wahrgenommen werden sollte, ist es mir gelungen, dieselbe einwandfrei nachzuweisen; ebensowenig überzeugen mich die theoretischen Erörterungen Heidenhains von ihrer Existenz.

»Kerne sind Bläschen und weil sie Bläschen sind, müssen sie notwendig eine Membran besitzen«, so ungefähr argumentiert Heidenhain auf S. 132/33 seines Werkes »Plasma und Zelle«.

Es ist zunächst darauf aufmerksam zu machen, daß die Bemerkung »Kerne sind Bläschen« die Frage offen läßt, ob sich die Indentität zwischen dem Nucleus einer Zelle und einem »Bläschen« bloß auf die Form, oder auch auf den Inhalt erstrecken soll.

Ein Bläschen (im physikalischen Sinne) ist entweder gefüllt mit einem Gas bzw. Dampf oder dann mit einer Flüssigkeit bzw. Lösung.

---

[1] Die Dicke der von mir angefertigten Schnitte variiert von 2—4 μ; nur die Schnitte durch Pollenkörner waren etwa 5 μ dick.

Jene erzeugen einen Gasdruck, diese einen osmotischen Druck. Soll nun der Kern als Ganzes ein Bläschen sein, so setzt dies zum mindesten einen flüssigen Inhalt des ersteren voraus. Das ist aber doch wohl ein Punkt, der erst noch zu beweisen wäre. Wenn es ja auch einerseits sicher ist, daß der Kern Lösungen der verschiedensten Stoffe enthält, so existieren in ihm anderseits ebenso gewiß strukturierte Substanzen, deren Zustand mit der Bezeichnung »flüssig« unmöglich abgetan sein kann. Keinem Chemiker oder Physiker wird es heutzutage mehr einfallen, die drei Aggregatzustände gasförmig, flüssig und fest als die einzigen Erscheinungsformen der Materie anzusehen, und die Biologie hat alle Ursache, die auf chemisch-physikalischem Gebiet in dieser Beziehung gemachten Fortschritte zu berücksichtigen.

Zu den Inhaltsbestandteilen des Kernes, die wohl kaum schlechthin als »flüssig« bezeichnet werden dürfen, gehört der Nucleolus, gehören die zahlreichen Körnchen und Kügelchen, die man bereits im lebenden Zustande des Kernes nachzuweisen imstande ist, die (basichromatischen) Schleifen, Stäbe usw. der caryokinetischen Figuren. Und daß diese flüssig-festen Bestandteile nicht einfach in einer Lösung schwimmen bzw. suspendiert sind, muß wohl kaum extra betont werden: Die (oxyphilen) Strukturen garantieren einen bestimmten, wenn auch labilen, Anordnungszustand jener Dinge bereits im ruhenden Kern, der ja, man möchte fast sagen, für jede Zellenart charakteristisch ist, und die ebenfalls oxychromatischen Fasersysteme funktionieren in der sich teilenden Zelle so gleichartig, daß der Kernteilungsakt bei sämtlichen Organismen ein sehr einheitliches Gepräge zeigt, streng gesetzmäßig verläuft. Gerade diese große Übereinstimmung in der Anordnung der basophilen Bestandteile des Nucleus bei allen Zellen, die eine Mitose eingehen, hätte uns — meine ich — davor bewahren sollen, den Kerninhalt schlechthin als »flüssig« zu bezeichnen; auch die offenbar hohe Elastizität gewisser Fasersysteme spricht laut genug für eine relative Festigkeit dieser Strukturen im Kern.

Die a priori ausgesprochene Übereinstimmung zwischen dem Kerninhalt einer pflanzlichen oder tierischen Zelle und einem Bläschen ist also überhaupt nicht vorhanden, und will man nach dem Vorschlage Köllikers und anderer den Nucleus auch heute noch ein Bläschen nennen, so kann sich diese Bezeichnung nur auf die Form des Gebildes beziehen, ohne daß damit etwas Bestimmtes über den Inhalt desselben präjudiziert wäre.

Die Bläschenform des Kernes aber beweist für die Existenz einer speziellen Kernmembran erst recht nichts. Der Kern könnte z. B.

bläschenförmig sein, wenn er, wie z. B. das Cytoplasma, im Innern eine wabige Struktur aufweisen würde. Eine Spezialmembran um das Totalgebilde Kern herum wäre alsdann aber ebenso entbehrlich, wie sie überflüssig erscheint bei einer Schwärmspore, einer Amöbe usw. Niemand würde in diesem Fall einsehen, weshalb der Kern zu seiner Rundung eine Membran nötig haben sollte, während die ganze Zelle, die in ihrem primordialen Zustand dieselbe Form annimmt, einer solchen entbehren kann. Auch der Nucleolus, der ja ebensogut Bläschenform besitzt, wie der Kern, scheint — darauf wurde bereits hingewiesen — bei den meisten Forschern, auch solchen, die eine Kernmembran annehmen, auf eine Extrahülle verzichten zu müssen, und davon, daß jedes der zahlreichen Kügelchen im Innern des Kernes eine eigene Hülle besitze, will, scheints gar, niemand etwas wissen.

Dampfspannung und osmotischer Druck sind eben nicht die einzigen Molekularwirkungen, welche in ursächlichem Zusammenhang mit der Bläschenform stehen können; dasselbe bewirkt auch die sog. Oberflächenspannung, deren Bedeutung für die Bläschenform — und zwar auf anorganischem sowohl wie auf dem Gebiet der Colloid- bzw. Eiweißchemie — wohl nicht in Frage gestellt werden kann. Die Oberflächenspannung verlangt keine spezielle Haut oder Membran, sondern erzeugt lediglich eine Rand- oder Hautschicht, die sich nur nach außen scharf absetzt, während sie nach innen allmählich in den übrigen, centraleren Inhalt, mit dem sie ja chemisch übereinstimmt, übergeht.

Die Kernmembran dagegen soll nach den Autoren meist ein Ausscheidungs- oder Umwandlungsprodukt des Protoplasmas sein; sie wäre also notwendigerweise von diesem verschieden, für sich aufzeigbar, isolierbar.

Es fällt zunächst auf, daß Dinge, die in einem organischen Verbande und offenkundigen intensiven Stoffwechsel miteinander stehen, wie Kern und Cytoplasma, durch eine Membran voneinander getrennt sein sollen, während das Protoplasma der Zelle eventuell nackt an das umgebende Medium stoßen kann. Es darf ganz besonders nicht außer acht gelassen werden, daß die Kernmembran als offenbar colloidale Bildung undurchlässig wäre für andere Colloide. So lange sie also am Kern existiert, würden nur Kristalloide bzw. Ionen zwischen dem Cytoplasma und dem Kerninnern verkehren können, und der Austausch von Eiweißmaterial müßte auf die Zeit verschoben werden, in der die Kernmembran »abwesend« ist.

Ist ferner die Kernmembran — wie HEIDENHAIN S. 135 (»Plasma und Zelle«) meint — ein relativ festes Gebilde, so dürfte man sogar erwarten, sie würde nicht selten dazu beitragen, daß der Kern nicht die regelmäßige Form annähme, die wir an ihm zu sehen gewohnt sind. — Aber die Kernmembran soll trotz ihrer relativen Festigkeit einen »hohen Grad von Geschmeidigkeit« (HEIDENHAIN, S. 135 und 137) besitzen und dadurch die »enorme Formveränderlichkeit« der Leucocytenkerne ermöglichen. Mir kommt die hohe Geschmeidigkeit der Kernmembran sehr verdächtig vor.

Ein anderes Beispiel, das nachdenklich macht, finden wir bei OBST (loc. cit.). Dort heißt es S. 174: »Die Membran des Keimbläschens ist sehr ausgeprägt«. Einige Sätze weiter unten aber sagt OBST: »Die Membran des Keimbläschens wird von jetzt ab (bei zunehmender Größe des Eies) immer weniger deutlich.« Wo kommt denn auf einmal die Membran hin? weshalb wurde sie erzeugt, wenn sie nach kurzer Zeit doch wieder verschwindet, und was hält denn eigentlich den Kern nachher noch zusammen? Oder auf S. 171/72: »Ich konnte beobachten, daß die Membran des Keimbläschens nach der Seite, wo die Nährzellen lagen, undeutlich erschien und gegen das Protoplasma verschwand.« Auch R. W. HOFFMANN [138, S. 679] bemerkt, daß der Kontur des Kerns auf einer Seite geschwunden sei, währenddem er auf der anderen noch persistiere[1].

Ähnliche Beobachtungen machte bekanntlich früher schon KORSCHELT [113]; es ist aber sehr interessant, zu sehen, wie sorgfältig er es vermeidet, von einer Membran sprechen zu müssen. Auf S. 22/23 heißt es z. B. . . . »Daß aber auch auf andere Weise ein Eintritt der Nährsubstanz in den Kern stattfinden mag, dafür spricht das Verschwimmen der Umgrenzung ganzer Abschnitte des Keimbläschens in der Umgebung. Am frischen Objekt sowohl wie an Schnitten beobachtet man sehr oft, daß auf eine weite Erstreckung der Umfang des Kernes nicht deutlich hervortritt, gegen die Umgebung verschwimmt, während er am übrigen Teil des Kernes scharf wie immer erscheint.« — Auf S. 29 lesen wir folgendes: »(Die Fortsätze) verschwimmen hier in das umgebende Plasma, ähnlich wie ich dies von *Dytiscus* beschrieb. Dort deutete ich diese Erscheinung als ein Zeichen inniger Verbindung zwischen Kern und Zellplasma. — Ein derartiges ‚Verschwimmen‘ der Kernbegrenzung gegen das Plasma ist überhaupt vielfach an den Eiern von *Spinther* zu beobachten, auch wenn dieselben keine amöboiden Fortsätze aufweisen ...« KORSCHELT ist sogar unter Umständen davon überzeugt, daß eine Kernmembran direkt fehlt: »An dem unregelmäßig (amöboid) gestalteten Keimbläschen der Fig. 68 (Taf. IV) ist der ganze Rand undeutlich begrenzt und entbehrt ganz sicher einer abschließenden Membran.« Weitere ähnliche Angaben aus der Literatur finden wir am Schlusse dieses Kapitels.

---

[1] Auch AYERS [81] beschreibt, wie zu einer Zeit, in der das Ei von *Oecanthus niveus* noch lange nicht seine Reife erreicht hat, ein Teil der Begrenzung des Keimbläschens undeutlich wird, verschwindet und so der Kerninhalt direkt mit der Eisubstanz kommuniziert. Ähnliches ist aus den Darstellungen STUHLMANNS [135] zu entnehmen. O. HERTWIG (Die Zelle und die Gewebe, 1893, S. 37) vermißt die Kernmembran in den Kernen von Samenmutterzellen der Nematoden auf einem bestimmten Stadium.

Nach FLEMMING war die Kernmembran ursprünglich chromatischer Natur; es stellte sich aber heraus, daß als Kernmembran die »periphere, flächenhafte Ausbreitung der chromatischen Gerüstbalken« gedeutet wurde, die sich übrigens vielfach als lückenhaft erwies. Nachher nahm FLEMMING dazu noch eine achromatische, dünne, den Kern rings umschließende Hülle an, welche indes in solchen Farbtinkturen, die keine Kernfärbemittel im eigentlichen Wortsinne sind, tingiert werden kann, z. B. in Hämatoxylin oder in vielen Karmintinkturen.

Während es nach FLEMMING fraglich bleiben muß, ob diese achromatische Membran, substantiell genommen, zum Kern zu rechnen oder als eine innere Verdichtungslamelle der Zellsubstanz zu betrachten sei, faßt sie STRASBURGER als eine Hautschicht auf, mit welcher sich das umgebende Plasma gegen die Kernhöhle hin abgrenze. »Dies mag wohl so sein«, sagt HEIDENHAIN (loc. cit. 135), »indessen müssen wir die Kernmembran späterhin im fertig gebildeten Zustand als zum Kern selbst gehörig rechnen.«

Ich bezweifle indes, daß diese Annexion so leicht gehen wird. Denn HEIDENHAIN scheint zu übersehen, daß STRASBURGER gar nicht von einer Haut, sondern von einer Hautschicht spricht. Unter Hautschicht oder Randschicht versteht man aber, so viel ich weiß, keine besondere, vom übrigen Plasma chemisch verschiedene, feste Membran; es ist lediglich eine periphere Partie des Protoplasmas mit wahrscheinlich etwas festerer Konsistenz, welch letztere möglicherweise darauf zurückzuführen wäre, daß die Proteine infolge Berührung mit andern Substanzen ihre Quellungs- und Löslichkeitsverhältnisse ändern. Eine solche Hautschicht ist — wie ich bereits betont — nur einseitig scharf begrenzt, während sie anderseits ganz allmählich in die tiefer liegenden Partien übergeht, und diese Randschicht kann sich vom Cytoplasma ebensowenig trennen, wie das Ectosark der Amöbe sich vom Entosark zu trennen vermag. Soll eine Membran sich gegen den Kern hin vom Cytoplasma ablösen, so müßte diese erst durch Ausscheidung oder Umwandlung entstehen, und Heidenhain nimmt offenbar so etwas an, wenn er sagt, die Haut gehöre »späterhin«, im »fertig gebildeten Zustand« zum Kern. Es ist aber auch hier nicht recht einzusehen, wieso der Kern Bläschen sein kann, bevor ihn diese fremde Haut umhüllt, wenn doch nach Heidenhains eigner Aussage »die Blasenform Beweis genug ist für die Existenz der Kernmembran«.

Leydig verhält sich der Kernmembran gegenüber ähnlich reserviert wie Korschelt; wo sie aber doch zu existieren scheint, ist sie porös.

Auf S. 150 seiner »Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere« (1883) sagt Leydig: »Die Begrenzung des Kernes geschieht in vielen Fällen einzig und allein durch die verbreiterten Endflächen der Netzbalken. Anstatt einer zusammenhängenden Linie bildet dann im optischen Schnitt eine Punktreihe den Umriß; es verdient bemerkt zu werden, daß man auf Tafeln der älteren histologischen Literatur hin und wieder bereits auf die Zeichnung eines Nucleus trifft, dessen Rand nicht als Linie, sondern als eine Folge von Punkten gehalten erscheint[1]. Die Peripherie des Kernes ist sonach porös und behält diese Eigenschaft selbst noch für den Fall, daß sich eine besondere hautartige Lage auf den Enden der Bälkchen abgesetzt hätte ...«

Oder S. 95: »Die Kerne der Speicheldrüse, welche bei *Sarcophaga carnaria* im Rüssel liegt, sind bei hoher Vergrößerung von einer so scharfen Randlinie begrenzt, daß man sie eine wirkliche Membran nennen möchte. Aufmerksam betrachtet zeigt sie aber daneben die Eigenschaft, daß sie keinen ganz gleichartigen Saum bildet, sondern fortlaufend hell und dunkel durchstrichelt wird ...«

S. 96 ... »auch die Ganglienkugeln im Gehirn der Gastropoden scheinen eine solche Membran zu besitzen ...« »Besieht man sich an großen Ganglienzellen aus dem Gehirn von *Limax* oder *Arion* die Randlinie mit guten Linsen, so löst sie sich in einwärts gerichtete Strichelchen auf, man könnte auch sagen Säulchen ... Stellt man nun scharf auf die Grenze der Säulchen nach außen ein, so ergibt sich der Eindruck, als ob doch noch eine besondere Hülle zugegen wäre ...«

S. 98 ... »im Eierstock von *Naucoris*. Das protoplasmatische Balkenwerk des Zellenleibes erzeugt das Bild einer ‚Kernmembran' dadurch, daß es einen Hohlraum absteckt, in dem ein großer Kernkörper

---

[1] Ganz dasselbe ließe sich übrigens auch von der neueren Literatur sagen. Man sehe sich z. B. Fig. 3 Taf. XXVII der Abhandlung Bambekes über das Ei von *Rhodeus amarus* [77] an oder Wilson, Archoplasm, Centrosome und Chromatin usw. [109] oder Carnoy, La Biologie cellulaire [80], Fig. 119 usw.

Platz nimmt . . .« In diesem Falle wäre also die Kernmembran oder das, was uns eine solche vortäuschen könnte, wieder eher ein Derivat des Cytoplasmas, und das Schicksal, welches die Kernmembran bei Flemming hatte, wiederholt sich in einem gewissen Sinn bei Leydig: Bei Flemming war sie zuerst chromatisch, dann achromatisch, Leydig dagegen faßt das, was eventuell als Kernmembran in Frage kommen könnte, bald mehr als ein Attribut des Kernes, bald mehr als Attribut des Cytoplasmas auf.

Zu denjenigen Forschern, welche eine wirkliche Kernmembran annehmen, dieselbe aber wie Leydig mit Poren ausstatten, gehören Frommann[1] und Carnoy; nicht hingegen Flemming, wie Korschelt auf S. 105 seiner »Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns« meint; denn Flemming macht einigemal darauf aufmerksam, daß die (achromatische) Membran ohne Unterbrechung rings um den schmalen Kernrand herum gehe (s. S. 167 und 168 in Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, 1882). Dagegen werden Poren in der Kernmembran angenommen von Eimer im Keimbläschen der Ringelnatter; von Kölliker im Keimbläschen von Fischeiern und Zellen der Spinngefäße von Raupen; von Loos in den Kernen des Epithels der Eileiterdrüsen von Batrachiern und von R. Hertwig am Ei der Spinne usw.

Auch die Angabe, daß die Kernmembran bei der Mitose verschwinde, ist nicht unwidersprochen geblieben.

Man könnte, nach der kurzen Zusammenstellung dessen, was Hauptsächliches über die Kernmembran bereits vorgetragen wurde, nicht gerade behaupten, daß eine große Übereinstimmung in bezug auf diesen Zellbestandteil unter den Forschern herrsche, selbst unter jenen nicht, die von ihrer Anwesenheit mehr oder weniger überzeugt sind. Bald ist nämlich die Kernmembran chromatisch, bald achromatisch, bald ist sie relativ fest, bald aber auch wieder äußerst dehnbar, bald besitzt sie Poren, bald keine, oft stammt sie vom Kern, oft vom Cytoplasma ab, bald ist sie deutlich, bald (bei demselben Kern) wieder undeutlich, bald geht sie ganz um den Kern herum, bald begrenzt sie letzteren nur teilweise, meistens verschwindet sie bei der Mitose, oft aber auch nicht. Wenn Flemming (loc. cit., S. 169/170) endlich die

---

[1] Frommann scheint übrigens den Doppelkontur am Kern nicht überall beobachtet zu haben, wenn er [27, S. 25] sagt: »Die Fäserchen . . . . lassen sich teils über den Kern hinaus verfolgen und durchbrechen dabei seinen Doppelkontur, wo ein solcher vorhanden ist.«

Frage unentschieden läßt, ob die Membran durchweg ein Attribut des Kernes sei und selbst darauf aufmerksam macht, daß es ihm an den Kernen der roten Blutzellen von Amphibien ebensowenig gelungen sei, eine Membran zu finden, wie an denjenigen der flachzelligen verhornenden Schichten von Plattenepithelien, so ist dieses offene Geständnis wohl ein glänzendes Zeugnis für die wissenschaftliche Objektivität FLEMMINGS, aber unser Vertrauen in die Kernmembran wird dadurch keineswegs gestärkt.

Neben der Blasenform des Kernes soll nach HEIDENHAIN die Existenz einer Kernmembran durch folgende Beobachtungen bewiesen sein:

1) Durch die leichte und glatte Isolierarbeit vieler Kerne, besonders bei tierischen Eiern, aber auch in Gewebszellen (z. B. Leberzellen);

2) Durch die Faltung der Membran bei Schrumpfung oder natürlicher Verkleinerung des Kerninhaltes;

3) Durch die Erscheinung des Platzens bei Druck und der Ausziehbarkeit;

4) Durch die Möglichkeit der Isolation der Membran durch künstliche Auflösung des Kerninhaltes; endlich und vor allem

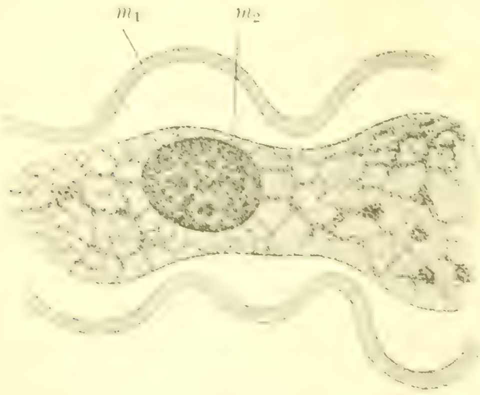
5) durch die direkte Sichtbarmachung der Membran am konservierten Objekt.

Meine Untersuchungen, die ja in erster Linie die Existenz der Kern- und Nucleolarfortsätze und ihre eventuelle Bedeutung im Auge hatten, erlauben mir, ganz besonders auf den fünften Punkt, auf den ja HEIDENHAIN besonderes Gewicht legt, näher einzugehen. Die genaueste Bekanntschaft mit dem Kernrande sehr vieler Zellen und Zellenarten während jahrelanger mikroskopischer Tätigkeit, ergibt mir nun ein Resultat, das der Lehre HEIDENHAINS und meiner eigenen früheren Annahme von der Existenz einer Kernmembran direkt entgegengesetzt ist: Ich habe — wie oben schon betont — eine Kernmembran vergeblich gesucht, und da, wo eine solche vorhanden zu sein schien, war ihre Entstehung auf die Einwirkung von Reagenzien zurückzuführen. Ganz besonders gefährlich scheint mir in dieser Beziehung das Sublimat zu sein; aber auch Chromsäure und die FLEMMINGschen Gemische können unter Umständen in diesem Sinne wirken.

Es ist schon von vornherein auffallend, daß diejenigen Cytologen am entschiedensten für die Existenz einer Kernmembran einstehen, die ihre Objekte mit Sublimat fixieren, wie HEIDENHAIN, OBST u. a. Diese Erscheinung ist mir nunmehr durchaus verständlich; denn es besteht tatsächlich ein Kausalverhältnis zwischen der Kernmembran und dem Sublimat als Fixierungsmittel, und es wäre mir ein leichtes, an Hand meiner Sublimatpräparate die Kernmembran zu demonstrieren, an deren Realität viele Forscher glauben.

Aber aus Erscheinungen, die mir an den mit Sublimat fixierten Zellen selbst und dann im Vergleich derselben mit anders fixierten Geweben auffielen, mußte ich den Schluß ziehen, daß diese »Membran« in Wirklichkeit nicht existiert, sondern eine postmortale Erscheinung ist und auf Schrumpfungserscheinungen zurückgeführt werden muß.

Schauen wir uns noch einmal Fig. 27 der Taf. 1 oder die nebenstehende Textfig. 3 an, die eine Epidermiszelle von Polypodium vulgare aus einem andern Präparat wiedergibt, das ebenfalls mit Sublimat fixiert wurde. Denken wir uns die Zellmembran m_1 weg, bzw. schauen wir uns bloß den Kern und seine nächste Umgebung an, so käme wahrscheinlich kaum jemand auf den Gedanken, daß das Präparat verfehlt sei; man würde es sogar unter die gut fixierten einreihen.



Textfig. 3.

Tatsächlich stimmt auch der Kerninhalt dieser fixierten Zellen mit demjenigen lebender Objekte leidlich überein; das (Basi-) Chromatin ist in Form größerer und kleinerer Kügelchen ziemlich gleichmäßig im Nucleus herum verteilt, und von Verklumpungen desselben ist hier nichts zu sehen. Auch in den andern Zellen derjenigen Präparate, welchen diese zwei Figuren entstammen, findet man die Erscheinung der Chromatinverklumpung nur vereinzelt.

Trotzdem sind alle diese Präparate unbrauchbar, denn sie stehen unter dem Einflusse der Schrumpfung und täuschen uns in diesem Zustande Dinge vor, die in Wirklichkeit nicht existieren. Wie sehr aber muß das erst der Fall sein, wenn die Schrumpfungserscheinungen einen noch viel höheren Grad erreichen, einen Grad, wie ihn die Heidenhainschen Bilder nicht selten verraten. Ich habe schon früher auf ein paar Figuren seiner Werke aufmerksam gemacht; schwere Verklumpungen zeigen ferner z. B. die Kerne der Fig. 141 in »Plasma und

Zelle« — Heidenhain gibt dort eine Verklumpung für das »Microcentrum« zu — ferner diejenigen der Fig. 134, 160*b*, 221, 237, 264 usw.

Kehren wir zu unserer Fig. 27, Taf. I und der Textfig. 3 zurück. Die auch hier möglichst getreu ausgeführten Zeichnungen demonstrieren, wie sich das Zellplasma ganz bedeutend von der Cellulosewand zurückgezogen hat. Die Peripherie des retrahierten Cytoplasmas zeigt aber in diesen Fällen selbst wieder eine Membran (m_2 der Textfig.): Ein vollständig geschlossenes, in Eisenhämatoxylin usw. tingierbares, durchaus scharf sich abhebendes Häutchen geht rings um das Protoplasma herum. Jedermann, auch der geübte Mikroskopiker, dem ich diesen Kontur zeigte, ohne zu sagen, worum es sich handle, hielt die Anwesenheit einer Membran über jeden Zweifel erhaben. Und doch ist diese Annahme falsch. Denn niemand wird behaupten wollen, daß unter der Celluloschaut m_1, die als Marke stehen blieb, das Protoplasma noch einmal eine extra Zellmembran (m_2) ausgebildet habe — man müßte sie sonst doch auch wieder etwa finden —, und in der Tat beobachtet man denn auch da und dort in ganz besonders günstigen Fällen, daß die vermeintliche Membran nichts anderes ist, als eine sehr dichte Auf- und Nebeneinanderreihung zahlreicher kleiner Körnchen, der Microsomen. Das Oxychromatin des peripheren Zellleibes hat sich bei der Berührung mit dem von außen anrückenden Gifte kontrahiert, und dadurch wurden viele vorher auf relativ großer Fläche zerstreut liegende Microsomen eng nebeneinander und hintereinander aufgereiht und erzeugen so das vollendete Bild einer Membran.

Eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie soeben an der äußeren Grenze des Cytoplasmas konstatiert, tritt nun auch häufig an der Peripherie des Kernes auf. Auch hier erscheint ein mehr oder weniger scharfer, meist zusammenhängender Kontur, der um so deutlicher wird, je stärker die Kontraktion bzw. Schrumpfung des Kernes sich geltend macht. In einem und demselben Präparat kann übrigens das Resultat ein recht verschiedenes sein. Während unter Umständen der Kernrand auch bei Sublimatfixation sehr gut erhalten bleiben kann, in welchem Fall die Kernbrücken sogleich in wunderbarer Schärfe auftreten, kommen in geringer Entfernung wieder Kerne in Sicht, deren Grenze durch eine wirkliche Haut markiert erscheint, und diese Fälle, welche auch in meinen Präparaten die Mehrheit zu bilden scheinen, können leicht zu Fehlschlüssen verleiten, wenn nicht eine große Zahl von Kernen mit außerordentlicher Sorgfalt gemustert wird oder nicht auf andere Art, z. B. durch Alkohol usw. fixiertes Vergleichsmaterial, zur Verfügung steht.

Das was in Fig. 27, Taf. I und in der Textfig. 3 eine Kernmembran vorstellt, figuriert tatsächlich nicht als Haut oder Membran — schon die besseren unter den Sublimatpräparaten weisen auf die Täuschung hin. Offenbar sind auch hier durch Kontraktion der oxychromatischen Grundmasse des Kernes ursprünglich auseinander liegende Körnchen in größere Nähe zueinander getreten, und die enge Aneinanderreihung dieser Elemente täuscht eine Haut vor, besonders dann, wenn man die bereits einander genäherten Körnchen noch aufeinander projiziert, wie das am Kernrand der Fall sein muß. Niemals kommt uns bei der Besichtigung des Kernes von der Fläche eine Kernmembran zum Bewußtsein — darauf machte bereits Pfitzner [74] aufmerksam —, und doch sollte man, wenigstens an feinen Mikrotomschnitten dann und wann der Kernkalotte habhaft werden, die ganz oder zum Teil wenigstens aus der Membran bestünde, besonders dann, wenn Kernmembranen von der relativen Dicke existieren, wie sie die Fig. 39 und 198 in Heidenhains Werk »Plasma und Zelle« zeigen[1].

Die Kernmembran müßte also, so wird man mir sagen, um so deutlicher werden, je zahlreicher die randständigen Chromatinkörnchen des Nucleus sind; sie müßte bei einer andersartigen Verteilung dieser Elemente undeutlich werden, um eventuell ganz zu verschwinden.

Schauen wir uns daraufhin zunächst die Bilder auf Taf. XII der Abhandlung von Obst [124] an. (Ich beschäftige mich deshalb gern mit Obsts Abbildungen, weil dieselben ohne Zweifel sehr genau entworfen sind.)

Obst behauptet bekanntlich (S. 174), daß die Membran der Keimbläschen (bei *Helix pomatia*) zuerst sehr ausgeprägt sei; seine Zeichnungen 1—8 (Taf. XII) fallen in diese Periode der Eientwicklung. Vom Stadium der Fig. 9 an »wird aber die Membran des Keimbläschens immer weniger deutlich«. Eine wirkliche Membran würde schwerlich ein solch ephemeres Dasein aufweisen; dagegen wird uns die Erscheinung von dem vorhin eingenommenen Standpunkt aus begreiflich. Man sehe sich die Kerne der Fig. 9—13 an, und man wird erkennen, daß das früher in größeren Mengen randständige Chromatin nunmehr anders gruppiert ist, der Kernrand wird allmählich von Chromatin entblößt, und eben in dem Maße, wie das geschieht, wird die Kernmembran undeutlicher. Wäre die Membran etwas Selbständiges, so würde ihre Existenz durch die Umgruppierung der Chromatinelemente unmöglich in Frage gestellt. Derartige Beziehungen zwischen

---

[1] Auch Flemming spricht (Zellsubstanz usw. S. 168) bei seinen Hämatoxylinpräparaten von einer dicken, dunkel tingierten Grenzwand.

Kernmembran und Chromatinverteilung ließen sich wohl nicht selten ablesen, wenn die cytologischen Arbeiten die Konstellation der Inhaltsbestandteile besonders im ruhenden Kern im allgemeinen sorgfältiger berücksichtigen würden. — Ich täusche mich wohl kaum, wenn ich ferner annehme, daß das regelmäßige Verschwinden der sog. Kernmembran bei der Mitose des Nucleus auf dieselbe Ursache zurückzuführen ist, wie das oben gemeldete Undeutlichwerden der Membran der Keimbläschen von *Helix pomatia:* Das mehr oder weniger randständig gelagerte Chromatin des ruhenden Kernes erleidet bei der Teilung des letzteren eine energische Dislokation, und sogleich ist es mit der Existenzfähigkeit der Kernmembran vorbei. Daß das ein sehr verdächtiges Moment in der Geschichte der Kernmembran ist, wird selbst derjenige zugestehen müssen, der sonst von der Existenz dieses Gebildes überzeugt ist.

Die Fig. 61 und 50 der Taf. II demonstrieren uns einen andern Fall. Im Pollenkorn der Scilla sibirica, Fig. 61, ist der größere Kern überhaupt arm an Basichromatin; randständiges Chromatin fehlt beinahe ganz, wie dies auch bei den Fig. 10, 11, 12 und 13, Taf. XII der Abhandlung Obsts der Fall ist. Es ist nun äußerst instruktiv, die Eisenhämatoxylinpräparate dieses Objektes zu vergleichen mit denjenigen, welche nach Ehrlich-Biondi behandelt wurden. Bei einer großen Anzahl der letzteren ist eine Grenze zwischen Kern und Protoplasma überhaupt nicht vorhanden, das Oxychromatin des Nucleus geht unvermittelt in dasjenige des Cytoplasmas über, und man erkennt die Anwesenheit des Kernes nur daran, daß eine runde Stelle heller und vielleicht weitmaschiger ist als das umgebende Protoplasma und etwas größere Körnchen enthält, wie dieses. Ein »Hof« ist in solchen Fällen begreiflicherweise nicht unterscheidbar (Fig. 61). Dann aber kommt es etwa vor, daß ein relativ gut sichtbarer Kontur vorhanden ist (Fig. 61); das ist aber keine Kerngrenze gegen das Cytoplasma, sondern die Grenzschicht des Cytoplasmas gegen den Kerninhalt, gerade so, wie es auch in der Fig. 50 der Fall ist. Die innersten, also dem Kern nächstliegenden, bzw. ihn umfassenden Wabenwandungen des Cytoplasmas sind oder scheinen etwas verstärkt und täuschen dann mit Hilfe der in ihrem Ring aufgereihten Microsomen eine Haut vor. Die Ehrlich-Biondische Tinktion läßt aber den Mikroskopiker keinen Augenblick über die wahre Natur dieses Gebildes im Zweifel. Anders dagegen steht es mit dem Eisenhämatoxylin. Die Microsomen werden nun bedeutend stärker gefärbt wie vorher, und da die oxychromatischen Verbindungen derselben ebenfalls — je nach der Differenzierung —

mehr oder weniger deutlich mitgefärbt sind, so kann der Beobachter hier ganz wohl die Überzeugung von einer »Kernmembran« gewinnen, wenn er die Kontrolle mit andern Tinktionsmitteln unterläßt.

Zum Unterschied von der zuerst beschriebenen Kernwandschicht, die eine chromatische Membran vortäuschen kann, wäre die dem Cytoplasma angehörende Grenzschicht der Fig. 50 und 61 »achromatisch«, weil sie größtenteils aus oxychromatischen Bestandteilen zusammengesetzt ist.

In der »chromatischen Membran« herrschen die basophilen Bestandteile vor; sie zeigt im Schnitt Unterbrechungen »achromatischer« Natur, indem oxyphile Partien zwischen den basichromatischen Elementen liegen. Die sog. »achromatische Membran« aus den aneinandergereihten innersten Cytoplasmawandungen bestehend, ist vorherrschend oxychromatisch und zeigt auf dem Schnitt Unterbrechungen chromatischer Natur, es sind dies die basophilen Microsomen, von denen ein Teil wenigstens das äußere Ende der Kernbrücken repräsentiert, welche Nucleus und Cytoplasma miteinander verbinden. Es darf aber nicht vergessen werden, daß nur das Basichromatin diskontinuierlich ist, also aus diskreten Kügelchen größeren oder kleineren Kalibers besteht, während das Oxychromatin kontinuierlich ist.

Beide Schichten sind schon als Kernmembranen beschrieben worden, und das ist meiner Meinung nach die Hauptursache der in der Lehre von der Kernmembran herrschenden Verwirrung. Schaue ich mir z. B. die Figuren Obsts an, so kann ich den Verdacht nicht unterdrücken, daß sogar an einem und demselben Kern bald das eine, bald das andere als Membran figuriert. In Fig. 6 (Taf. XII) usw. ist es die sog. »chromatische« Membran, die periphere Kernschicht, weil der Nucleus viel wandständiges Chromatin enthält, in Fig. 13 (Taf. XII) usw. dagegen dürfte die »Membran« als Grenzkontur des Cytoplasmas angesprochen werden, wie in meinen Fig. 50 und 61. So will auch Pfitzner [84, S. 60 61] bei Amphibien in den roten Blutkörperchen mit nicht mitotischen Kernen eine besondere Abgrenzung des Zellenleibes gegen die Kernhöhle wahrgenommen haben, für welche er den Ausdruck kontinuierliche Membran gebraucht. Hier wäre es vielleicht auch am Platz an eine Äußerung Strasburgers zu erinnern. Er sagt in seinem Werke »Zellbildung und Zellteilung« (1880) auf S. 322/23: ». . . In gewissen Fällen scheint sich das umgebende Protoplasma an der Bildung der Kernwand zu beteiligen. Die Kernwand würde dann nur zum Teil der Kernsubstanz angehören. Ich schließe freilich auf diese Zusammensetzung nur aus dem weiteren Verhalten gewisser

Kerne, deren Wandung bis auf späteste Teilungsstadien hin bestehen bleibt (Equisetum, Spirogyra nitida, gewisse tierische Eier).«

Flemming (Zellsubstanz usw., S. 169) unterscheidet geradezu zwischen achromatischer und chromatischer Kernwandschicht. »Die erstere, sagt er, läßt sich als eine dünne, ringsum schließende Hülle ansehen, die letztere ist eine periphere Ausbreitung von Substanz ansetzender chromatischer Bälkchen und bei vielen Kernarten lückenhaft« . . .

Flemming läßt ferner — wie oben schon betont — die Frage offen, ob die achromatische Membran durchweg ein Attribut des Kernes sei und gibt zu, daß sie oft fehlt.

Aus dem Gesagten geht zunächst sicher hervor, daß Flemmings »chromatische Membran« nichts andres ist als das, was ich periphere Grenzschicht des Kernes nenne, bezeichnet ja Flemming selbst das mit Lücken ausgestattete Gebilde als chromatische Kernwandschicht. Ich bin ebenso davon überzeugt, daß Flemmings »achromatische Membran« übereinstimmt mit der Grenzschicht, mit welcher das Cytoplasma in den Fig. 50 und 61 sich abgrenzt gegen den Kernraum.

Bestärkt in dieser Annahme werde ich ganz besonders dadurch, daß Flemming angibt (S. 167), die achromatische Membran sei leicht erkennbar, selbst bei großer Dünne, an solchen Kernen, deren Netzwerk arm an Chromatin sei. »Ich empfehle dazu«, bemerkt Flemming, »u. a. die plattkernigen Spirogyren . . . Es sind hier bei Safraninfärbung nur der Nucleolus und die einzelnen schwarz gezeichneten Körnchen im Kern noch rot tingiert, das ganze Kerngerüst völlig blaß, die Membran des Kernes ebenso; diese ungefärbte Membran sieht man nun vollständig deutlich rings um den schmalen Kernrand ohne Unterbrechung herumgehen« . . .

Heidenhain referiert also in »Plasma und Zelle«, S. 133, über Flemmings Idee von der Kernmembran nicht genau. Flemming ist von seiner früheren Ansicht nicht zurückgekommen, wie Heidenhain sagt, d. h. er hat nicht ursprünglich eine chromatische, nachher aber eine achromatische Membran angenommen, sondern er spricht später von einer chromatischen und einer achromatischen Kernwandschicht (S. 169)[1], und »es soll . . . nichts über die Frage präjudiziert sein, ob die Membran, substantiell genommen, zum Kern zu rechnen oder als eine innere Verdichtungslamelle der Zellsubstanz zu betrachten sei. Beides ist möglich« (S. 170).

---

[1] Flemming »empfiehlt« dann allerdings (S. 170) den Namen Kernmembran für die äußere, achromatische Schicht, während er die Ausbreitungsschicht innen von ihr »chromatische Wandschicht« nennen will.

Gewiß ist beides möglich; aber dagegen, daß man eine solche Schicht oder Substanzlage, gleichviel, ob sie dem Kern oder dem Cytoplasma angehöre, Membran nennen will, muß ich protestieren. Denn es ist durchaus keine differenzierte Haut, was da als Kernmembran bezeichnet wird, sondern lediglich die äußerste Schicht des Nucleus oder die innerste des Cytoplasmas, welche durch Einwirkung von Reagenzien gelegentlich so beeinflußt werden, daß sie selbständige Hüllen vortäuschen. Solange aber eine solche Bildung bloß auf künstliche Einwirkung zurückzuführen ist und nicht als Umwandlungs- oder Ausscheidungsprodukt des lebenden Protoplasmas aufgefaßt werden darf, verdient sie auch keinen besonderen Namen.

Von den andern Punkten, welche HEIDENHAIN, gestützt auf FLEMMING u. a. als Beweis für die Existenz einer Kernmembran ins Feld führt, ist kein einziger auch nur schwerwiegend, geschweige denn beweisend. Wenn z. B. CARNOY durch Alkalien oder konzentrierte Salzsäure den Kerninhalt (genauer: das Nuclein) auflöst, so wird durch diesen chemischen Eingriff die sog. »achromatische Membran«, d. h. die innere Grenzschicht des Cytoplasmas, gar nicht zerstört; sie wird, nachdem der Kern homogen geworden, im Gegenteil erst recht scharf hervortreten, gerade so, wie sie in Fig. 50, 61 und hundert andern Fällen recht deutlich wird, wenn der Kernrand aus dem einen oder andern Grunde lichter geworden ist.

Auf Schrumpfungsobjekte würde ich mich im mikroskopischen Gesichtsfeld überhaupt nicht stützen; die Bilder solcher mißratenen Präparate sind viel zu trügerisch.

Die Erscheinung des Platzens ferner bei Druck und Ausziehbarkeit erheischt nur dann eine Membran, wenn der Kern ein »Bläschen« ist, sonst nicht; eine Glasträne kann ganz energisch »platzen«, ohne daß man gezwungen wäre, ihr eine extra Membran zuzuschreiben.

Wenn sich HEIDENHAIN endlich auf die Isolierbarkeit der Kerne tierischer Eier, von Leberzellen usw. beruft, so muß ich ihm entgegenen, daß ich eben an diesen Leberzellen die Kernmembran umsonst gesucht habe, trotzdem ich mich — wie eingangs erwähnt — zunächst ein volles Jahr ausschließlich und dann auch nachher noch sehr oft mit dem Kernrande derselben beschäftigte. — Mir erscheint auch in diesem Falle die »Bläschennatur« des Kernes wieder als die Conditio sine qua non; denn es ist tatsächlich sonst gar nicht einzusehen, weshalb der Kern nicht ebenso als kugeliges Gebilde ins Wasser, bzw. in eine wässerige

Lösung zu liegen kommen sollte, wie das der primordiale Plasmakörper der Zelle tun kann; der Nucleolus ist doch auch isolierbar, und doch schreibt ihm HEIDENHAIN — so viel ich wenigstens sehe — keine extra Membran zu.

ROKITANSKY (Lehrbuch der patholog. Anatomie, 1855) beschrieb nackte Kerne als gewöhnliche Vorkommnisse in krankhaften Neubildungen. (Nach STRICKER [51, S. 14].)

STRICKER [51] sagt, S. 10: . . . »Ich wende mich zunächst zu einigen Beobachtungen am *Triton*-Blute . . . Andre Male scheint der Kern in einem Teile seiner Circumferenz nackt und nur an einer oder der andern Stelle mit einem aufgelagerten Klümpchen Protoplasma versehen zu sein . . . Achtet man sorgfältig auf die Konturen der Kernhülle, so bemerkt man, daß sie ab und zu in gewissen Ebenen unterbrochen ist und das Innengerüst kontinuierlich in den Zellleib übergeht. Bei weiterer Beobachtung wird dieses Verhältnis noch prägnanter. Die Kernhülle wird bald in einer größeren Ausdehnung durchbrochen, und nunmehr stehen Kerngerüste und Zellleib in offener Verbindung. Die Kernhülle ist auf ein Drittel oder auf die Hälfte ihres früheren Umfanges reduziert und sitzt jetzt eigentlich nur wie eine unvollständige Kapsel auf einem amöboiden Klümpchen« . . .

PFITZNER [74, S. 296] konnte sich von der Existenz eines dritten Abschnittes der Kernsubstanz, der Kernmembran, durchaus nicht überzeugen . . .

Nach BRASS [78] kann am Kern von einer eigentlichen Membran nicht gesprochen werden. Was man als Membran betrachtet, entsteht unter dem Einfluß der Reagenzien, der lebende Kern aber steht in innigerer Wechselbeziehung mit dem Zellplasma. (Zitiert aus KORSCHELT [99], S. 105.)

LAVDOWSKY [136, S. 92] will von dem Kernsaft und der »Membran« des Kernes nur so viel sagen, »daß der erste wirklich eine akinetische Substanz ist und während der Zellteilung mehr oder weniger durch die fädigen Gerüste absorbiert wird. Er stellt vielleicht eine Nutritionsmasse für dieselben dar, um so mehr, als die zweite, die Kernmembran, an den Leucocytenkernen gar nicht existiert, obgleich die Kerne ziemlich scharf sich gegen die Zellenmasse abzugrenzen scheinen«.

Und S. 93 sagt LAVDOWSKY: . . . »Dieselben Verhältnisse bemerkt man auch an roten Blutkörperchen. Wenn die roten Körperchen (der Amphibien) vielleicht eine membranartige Schicht an sich tragen und wenn diese Schicht in schönster Weise durch eine Mischung von diluiertem Alkohol und Methylgrün darzustellen ist, so zeigen doch die Kerne, obzwar doppelt kontuiert, weder eine wirkliche Membran, noch eine membranartige Schicht ...«

Bei einer nicht conjugierten, ziemlich ausgewachsenen Monocystis agilis fand WOLTERS [95, S. 107] einen geflammten Kern, wie er ihn nennt. »Der scharfe Kontur, der dem Kern sonst eigen ist, war aufgelöst, d. h. die Kernmembran war geschwunden und die Substanz des fein granulierten Kernes setzte sich strahlig in das Protoplasma des Tieres hinein fort ... Ein ähnliches Bild fand sich auch einmal bei der andern Gattung, doch war es nicht so vollkommen ausgebildet; es war nämlich der Kernkontur auf einer Seite noch erhalten ...«

Nach GRIESBACH [93, S. 93] konnte bei den Leucocyten der Acephalen eine Kernmembran nicht nachgewiesen werden; BOVERI [104, S. 25] betrachtet die Kernmembran als eine dichtere Rindenschicht des Protoplasmas, und BONNEVIE [132] kommt zum Schluß, »daß eine geschlossene, außerhalb sämtlicher Chromosomen verlaufende Membran als selbständiges Gebilde überhaupt nicht existiert«.

Eine wirkliche Kernmembran, eine differenzierte Haut, also ein Abscheidungs- oder Umwandlungsprodukt des lebenden Protoplasmas — gleichgültig ob des Cytoplasmas oder des Kernplasmas —, das den Kern umhüllt, existiert nicht. Eine solche Kernmembran hätte auch keinen Sinn mehr, nachdem konstatiert wurde, daß Kernbrücken vorhanden sind, welche die Membran ja durchbrechen müßten. Eine Membran mit Löchern ist allerdings auch eine Membran, wie FLEMMING ganz richtig betont; aber wozu eine solche noch nützen soll, das wäre schwer zu sagen.

Mit der Kernmembran fällt aber auch »die Abgeschlossenheit und räumliche Selbständigkeit der Kernstruktur« (HEIDENHAIN, Plasma und Zelle, S. 134) dahin. Der Kern ist kein Kerker für das »Chromatin«, der sich nur dann und wann öffnet, um die Verteilung des letzteren auf die Tochterzellen und eine in dieser Zeit vor sich gehende Wechselbeziehung zwischen Kern- und Zellplasma zu ermöglichen und sich nachher wieder zu schließen. Er steht vielmehr auch während seines sog. »Ruhestadiums« mit dem Cytoplasma fortwährend in sehr regem Stoffwechsel, in einem Austausch von Substanzen, den eine Membran in diesem Umfange nicht zulassen würde; er schafft Stoffe in den Zellleib hinaus, welche eine wirkliche Membran gar nicht passieren könnten. Wir kommen damit noch auf einen Punkt zu sprechen, der mit unsern »Kernbrücken« im Zusammenhange steht, nämlich auf die Microsomen und Centrosomen.

Beide Arten von Kernbrücken, die äußeren sowohl als die inneren, können an ihrem äußeren, verjüngten Ende Kügelchen oder Knöpfchen zeigen, welche — so weit ich bis jetzt gesehen — besonders an den äußeren Kernbrücken nie fehlen. Es macht ganz den Eindruck, als ob ein Tröpfchen Substanz, das sich dort angesammelt hatte, plötzlich erstarrt wäre. Ganz besonders verblüffend war aber die Beobachtung, daß dieses Kügelchen bei Anwendung des EHRLICH-BIONDIschen Farbstoffgemisches anders gefärbt ist wie die Struktur, an deren Ende es sitzt: Während letztere oxychromatischer Natur ist, färbt sich jenes grün, ist also basichromatisch, wie bereits früher betont worden ist. Ich darf mich hier, mit Rücksicht auf die Wichtigkeit der Sache, vielleicht wiederholen: Trotz der Kleinheit dieser Gebilde ist es ganz gut möglich, ihre Färbung zu erkennen; ihre grüne Tinktion ist — davon habe ich mich unzähligemal überzeugt — über jeden Zweifel erhaben.

Es kommt allerdings vor, daß die bei vielen Präparaten sehr schön zu konstatierende Grünfärbung dunklere, ja sogar schwärzliche Nuancen annimmt. Die Differenz in der Färbung der Kernbrückenendpunkte beruht auf einer Verschiedenheit in der Intensität der Färbung des Oxychromatins. Ist letzteres stark tingiert, so steigert sich auch das Grün jener Punkte zum Dunkelgrün und Schwarz, so daß man alsdann im Zweifel sein könnte, was für ein Pigment eigentlich vorliege, blaßt aber das Rot des Oxychromatins etwas ab, dann erscheint das Grün deutlich. Diese Beobachtungen lehren, daß das Basichromatin der Kernbrückenendpunkte auf oxychromatischer Grundlage sitzt und auf derselben seinen Weg nach außen nahm: Vom Nucleolus aus — wo es entsteht — auf den inneren Kernbrücken in den Kern und von hier auf den äußeren Kernbrücken in das Cytoplasma; man vergleiche hierzu besonders die Fig. 59 (*Cyclas*) und 72 (Uvularia)[1].

Solche grün bis schwarzgrün tingierten Körnchen, wie wir sie als Kernbrückenendpunkte getroffen, finden wir nun im ganzen Cytoplasma zerstreut in oft sehr großer Zahl vor. Es sind jene kleinen Inhaltsbestandteile, welche man als Microsomen zu bezeichnen pflegt.

So viel ich gesehen, sind alle grün gefärbt; ob daneben noch rot tingierte existieren, kann ich nicht sagen, bis jezt habe ich mit Sicherheit keine solchen angetroffen. Sie entsprachen in der Größe sowohl wie in der Färbung durchaus den Kernbrückenendpunkten, von denen sie ohne Zweifel auch abstammen. Es kann zwar vorkommen, daß letztere größer erscheinen als die eigentlichen Microsomen und die

---

[1] Man erinnert sich bei der Besichtigung dieser Figuren unwillkürlich an die Beobachtungen und Ideen HEITZMANNS [39], die wir übrigens im Literaturerzeig noch näher kennen lernen werden.

Grünfärbung noch deutlicher zeigen wie diese, doch sind derartige Differenzen wohl kaum von großer Bedeutung, um so weniger, als in vielen andern Fällen solche Unterschiede nicht bemerkbar sind.

Auch das Basichromatin der Microsomen sitzt auf oxychromatischer Unterlage; denn auch hier nimmt die Dunkelfärbung der Körnchen zu mit der Intensität der Tinktion des Oxychromatins, und das hellere Grün kommt in solchen Fällen erst dann zum Vorschein, wenn das Oxychromatin ein wenig blasser geworden ist.

Nach meinen Befunden sind also die Microsomen nichts anderes als kleine basichromatische Portionen, die der Kern während seiner »Ruhe« in der ganzen Zelle herum verteilt. Bis in den hintersten Winkel des Cytoplasmas würde sich demnach sein Einfluß bemerkbar machen und das Basichromatin wäre keineswegs auf den Nucleus allein beschränkt.

Grün tingiert sind in meinen Präparaten, die nach Ehrlich-Biondi gefärbt wurden, auch die Centrosomen. Ich trete also auch hier in direkten Gegensatz zu Heidenhain, der dieselben (s. »Über Kern und Protoplasma«, Taf. X) rot zeichnet[1]. — Ich habe bereits früher auf den Widerspruch aufmerksam gemacht, in welchen die Angaben Heidenhains zueinander treten, daß sich das Centrosom in Eisenhämatoxylin tief blauschwarz, in Ehrlich-Biondi dagegen rot tingiere. Dieser Widerspruch bleibt auch jetzt noch bestehen; denn die Nucleolen, deren Grundsubstanz oxychromatisch ist, färben sich in Eisenhämatoxylin nur insoweit intensiv mit, als ihr Material bereits in Basichromatin verwandelt oder auf dem Wege ist, dies zu tun. So gut die andern wirklich oxyphilen Substanzen der Zelle in Eisenhämatoxylin ungefärbt bleiben oder höchstens schwach tinigert werden — worauf ja Heidenhain selbst aufmerksam macht —, so wenig könnten sich die Centrosomen intensiv damit färben, wenn sie nicht basichromatisch wären[1].

---

[1] Meinen Beobachtungen wesentlich näher stehen die Bemerkungen Heidenhains auf S. 223 und 261 seines Werkes »Plasma und Zelle«.

So heißt es S. 223: ». . . . Weiterhin habe ich zeitenweise viel mit einer specifischen Centralkörperchenfärbung gearbeitet, welche sich einstellt bei Überfärbung in Ehrlichschem Triacid mit nachfolgender Aufklärung des Präparates durch verlängerte Einwirkung von absol. Alkohol. Alsdann zeigen sich sämtliche Zellengranulationen des Protoplasmas einschließlich der degenerativen Körnchen rosa gefärbt, während die Centralkörper allein in schwärzlich-grauem Tone hinterbleiben« . . . .

Ich kann indes Heidenhain auch hier nicht beipflichten (s. S. 81 Anmerkung), wenn er eine »specifische« Centralkörperfärbung annimmt; denn in meinen Präparaten färben sich, wie gesagt, nicht nur die Centralkörperchen grün, sondern auch zahlreiche andere Körnchen des Cytoplasmas.

Hätte übrigens Heidenhain seine Präparate nicht der verlängerten Einwirkung von absolutem Alkohol ausgesetzt, so würde er höchstwahrscheinlich den gleichen färberischen Effekt erhalten haben, wie ich. Durch den absol. Alkohol wurde das Methylgrün wieder ausgezogen und nun kam — ganz in Übereinstimmung mit meinen Befunden — bei den Cytomicrosomen wenigstens die oxychromatische Grundsubstanz zum Vorschein. Die Beobachtung Heidenhains lehrt daher höchstens, daß die Centralkörperchen den basischen Farbstoff länger festzuhalten vermögen wie die Cytomicrosomen.

Es muß zwar auch hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß dem grün tingierten Körperchen des Centrosoms wiederum oxychromatisches Material zugrunde liegt, so daß die Kontinuität der oxychromatischen Strukturen in der Zelle nirgends eine Unterbrechung erleidet. Bei lichterem Rot des Oxychromatins werden nämlich die Centrosomen heller grün, als bei schärferer Färbung des ersteren, in welchem Fall sich ihr Hellgrün zum Dunkel- und Schwarzgrün steigert.

In der Zellenruhe in meinen Präparaten ein Centrosom aufzuzeigen, war mir trotz der größten darauf verwendeten Aufmerksamkeit nicht möglich, ich hätte sonst den bestehenden Verhältnissen Zwang antun müssen. In allen den Tausenden von sehr gut gelungenen Präparaten der verschiedensten Provenienz habe ich auch nicht ein einziges Mal eine Zelle im Ruhestadium angetroffen, bei der man einen Inhaltsbestandteil mit einigem Grund als Centrosom bzw. Centriol hätte ansprechen können, weder in pflanzlichen, noch in tierischen, noch in menschlichen Geweben. Auch eine Delle im Kern, quasi als Bettung der Sphäre fehlt — wie bereits früher mitgeteilt wurde — in meinen Präparaten durchaus, und ich bin daher überzeugt, daß das Centrosom kein individualisiertes Gebilde der ruhenden Zelle ist.

---

[1] Von einem »typischen« Färben (s. Heidenhain, Plasma und Zelle, S. 231) der Centrosomen durch Eisenhämatoxylin kann gar keine Rede sein. Sie färben sich nicht mehr und nicht weniger, wie hundert andere Körnchen des Cytoplasmas, was schon Boveri [104, S. 89] betont.

Wir können übrigens durch Heidenhains eigene Bilder den Beweis hierfür erbringen. Man sehe sich z. B. Fig. 94 in »Plasma und Zelle« an, wo neben den Centrosomen zahlreiche »geschwärzte Körperchen besonderer Art« stehen. Meine Eisenhämatoxylinpräparate zeigen, wie gesagt, in jeder Zelle — und oft hunderte — solche Körperchen, und zwar sowohl im Stadium der »Zellenruhe«, wie zur Zeit der Mitose: Es sind alle die durch Ehrlich-Biondi sich grün färbenden Microsomen (Fig. 44, Taf. II). Genau dasselbe demonstriert auch Fig. 133 *B* in Heidenhains »Plasma und Zelle«.

Durch Eisenhämatoxylin geschwärzte Körnchen ohne weiteres (d. h. ohne daß sie eine Strahlung aufweisen) als Centrosomen anzusprechen, ist also nicht erlaubt; daher wohnt auch den Fig. 134—139 in »Plasma und Zelle« in bezug auf Anwesenheit von Centrosomen absolut keine Beweiskraft inne, selbst dann nicht, wenn die dort gezeichneten Körnchen immer in Zweizahl und allein vorhanden und von hellen Protoplasmabezirken umrahmt wären; denn letzteres ist eine »alltägliche« Erscheinung bei Eisenhämatoxylinpräparaten und kann beliebig oft bei ganz indifferenten Körnchen gezeigt werden.

Schauen wir uns nunmehr die sich teilende Zelle an.

Auch hiefür steht mir außerordentlich reichliches Material, besonders pflanzlichen Ursprungs zur Verfügung; aber auch in den mit Ehrlich-Biondi tingierten Präparaten von *Cyclas cornea* Lam. treten häufig Kernteilungsfiguren auf.

Ich richtete mein Augenmerk hier ganz besonders auf die Entstehung des Centrosoms und die Bildung der sog. Tonnenfigur und bemerke gleich zum vornherein, daß meine Beobachtungen mit der gegenwärtig herrschenden Lehre über die Bildung dieser Dinge nicht übereinstimmen.

In den Fig. 56, 62, 75 und 77 habe ich eine Auslese von Kernteilungsfiguren wiedergegeben, welche die Verhältnisse demonstrieren, wie ich sie bei pflanzlichen Zellen antraf; die Fig. 70, 71, 71*a* und 76 stammen aus den Nährfächern von *Cyclas cornea* Lam.

Zunächst ist mir aufgefallen, daß die Bipolarität der Zellen bei beginnender Teilung keine ausgesprochene ist, sondern sich häufig erst im weiteren Verlaufe der Mitose, und auch dann nicht immer, einzustellen pflegt. Bei *Cyclas* habe ich z. B. nicht selten Fälle angetroffen, wie Fig. 71 einen demonstriert, wo mehrere »Microcentren« mit den dazu gehörigen Radien in einer und derselben Zelle auftreten.

Von einer Teilung des Centrosoms ferner und einem Auseinanderrücken seiner Teile habe ich nirgends eine Andeutung gefunden, und zwar, wie ich hier ausdrücklich hervorheben möchte, weder bei pflanzlichen noch bei tierischen Zellen. Ich habe, ganz im Gegenteil zu jener Angabe, bei der Bildung eines Microcentrums, also an den im Cytoplasma irgendwo auftretenden Polen, einen Zusammenschub, ein Sich-Nähern und Vereinigen von Körnchen beobachtet, und zwar eben jener Microsomen, von denen ich oben betonte, daß sie basophile Reaktion zeigen.

An den Polen der sog. Spindelfigur beobachtete ich nämlich in den ersten Stadien derselben (s. Fig. 76 unterer Pol, Fig. 75 oberer Pol der Zelle) immer eine größere Anzahl von Körnchen, welche nichts anderes sind, als gewöhnliche basophile Microsomen des Cytoplasmas. Ihre Zahl ist ursprünglich derart, daß jede Längsfaser der Spindel in ein solches Körnchen ausmündet.

Die Spindelfasern gehen nach meinen Beobachtungen direkt aus dem Oxychromatin der Zelle hervor, und zwar beteiligt sich an der Bildung der Kernspindel sowohl das Oxychromatin des Kernes, wie das mit ihm ja direkt zusammenhängende Oxychromatin des Cytoplasmas, soweit letzteres zwischen den sich bildenden Polen liegt.

Die Spindelfigur besteht in meinen Präparaten zuerst durchaus nicht etwa aus fibrillären Strukturen; sie besteht vielmehr, wie ich sehr oft und unschwer zu beobachten Gelegenheit hatte, aus dem gewöhnlichen Wabenwerk des Oxychromatins und geht auch an der Peripherie immer, selbst in den fortgeschrittensten Stadien der Mitose, ganz allmählich in die Waben des Cytoplasmas über, so daß man — besonders in den ersten Stadien der Spindelbildung — gar nicht konstatieren kann, wo die Spindel aufhört und wo das »indifferente« Zellplasma beginnt. Als Belege hierfür verweise ich auf die Fig. 77, 62, 75 und 76. In Fig. 77 erkennen wir besonders leicht, daß die Spindelfigur keine Neubildung der Zelle ist, sondern daß sie sich aus dem Wabenwerk des Oxychromatins herausdifferenziert.

Die Querwände in diesem Wabenbau der Spindelanlage verschwinden in den centraleren Teilen dieser Bildung mehr und mehr, so daß immer deutlicher ein Längsverlauf der Strukturen hervortritt (Fig. 62, 75). Doch bleiben Reste jener Querwände selbst in den inneren Partien der Spindel oft lange erhalten (Fig. 62, 75, 80).

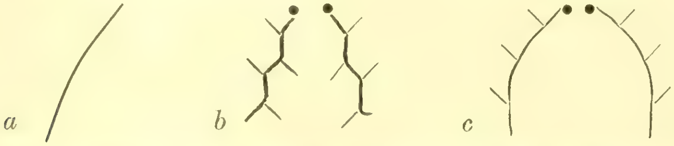
Was in der Tonnenfigur immer noch an ihre ursprünglich wabige Struktur erinnert, das sind die Microsomen, die auf den Spindelfasern fixiert werden und — wie gesagt — basophil sind, nicht oxyphil, wie sie Heidenhain (s. »Über Kern und Protoplasma«, Taf. X) zeichnet.

Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß von den Chromosomen aus auch beim Beginn und im ersten Verlauf der Mitose noch basichromatisches Material nach außen befördert wird; denn die äußeren Kernbrücken, welche seinerzeit während der »Kernruhe« in innigstem Zusammenhang mit dem wandständigen Teil des Chromatins standen, sind auch bei den sich bildenden Chromosomen (Fig. 46, 47, 49, 50, 51, 52, 55) ja sogar im Stadium der Äquatorialplatte noch sichtbar (Fig. 77). Das erklärt uns auch das Vorhandensein von Höfen oder lichten Zonen um die Chromosomen, wie dieselben schon früher bemerkt wurden (Fig. 51, 55 usw.).

An den Stellen nun, die zu den künftigen Polen der Tonnenfigur werden, spielen sich, wie ich sehe, folgende Veränderungen ab:

Die hier auf den Waben des Cytoplasmas früher relativ weit auseinander liegenden Microsomen rücken immer näher zusammen, und zwar ist diese gegenseitige Annäherung der Körnchen eine Folge der Kontraktion des zugrunde liegenden Oxychromatins. Die basophilen Microsomen verhalten sich hierbei höchstwahrscheinlich passiv. Ich schließe dies daraus, daß sie immer vollständig rund bleiben und keinerlei Spitzen und dergleichen aufweisen.

Infolge dieser meistens gleichzeitig an entfernten, oft einander diametral gegenüberliegenden Stellen des Cytoplasmas erfolgenden Kontraktion werden ferner die vorher mehr oder weniger parallel, oft sogar divergierend (Fig. 76 und 77) verlaufenden Längswände zwischen den Polen bogenförmig[1]; den größten Bogen beschreiben natürlich die peripheren Strukturen der Spindel, während sie um so gestreckter verlaufen, je centraler sie liegen. — Ein solcher Bogen zeigt aber nicht in seinem ganzen Verlauf eine gleichmäßige Krümmung etwa so (*a*): sondern er besteht aus einer ganzer Anzahl gerader Strecken,



die in ihrer Gesamtheit erst einen mehr oder weniger starken Bogen beschreiben (*b*, *c*). Die einzelnen geraden Stücke dieser Bogen sind die Wandungen ursprünglicher Waben. Da ihre Querverbindungen, wie gesagt, allmählich gänzlich resorbiert werden und ein Zug auf sie gegen die Pole ausgeübt wird, nehmen sie nach und nach filaren Charakter an. Ich vertrete also die Meinung, daß die fädigen Strukturen der Spindelfigur nicht vom Beginn der Mitose an existieren, sondern daß sie aus bereits bestehenden Wabenwänden hervorgehen, welche sich durch Zugwirkung und Auflösung der Querwände den momentanen funktionellen Verhältnissen anpassen.

Daß ein Zug auf diese Wandungen in der Richtung gegen die Pole hin existiert, zeigen diese Querwände, so weit sie noch erhalten sind, an; denn letztere sind jetzt stark schief gezogen (Fig. 62, 75, 80), während sie vorher unter einem bedeutend größeren Winkel zu den Längswänden standen.

Die einander sich mehr und mehr nähernden Körnchen an den Polen bilden dort allmählich dichter stehende Gruppen, wie dies Fig. 77 und in noch weiter vorgeschrittenem Maße Fig. 62 zeigt.

In Fig. 76 (*Cyclas cornea*) sieht man ganz deutlich, wie der »Konzentrationsvorgang« an den beiden Polen verschieden weit vorgeschritten ist. Während am unteren Pol die einzelnen Microsomen an den Enden der noch kaum konvergierenden Spindelfasern ziemlich weit auseinander liegen, weil sie immer noch in ursprünglicher Weise die Ecken der Cytoplasmawaben besetzt halten, sind am oberen Pol die einzelnen Microsomen infolge der dort stärker erfolgten Kontraktion des Oxychromatins in viel engere Beziehungen zueinander getreten und das mikroskopische Auge vermag nur noch zwei allerdings relativ große Körnchen zu unterscheiden. Ob diese beiden grünen Kügelchen, die nun zusammen ein »Microcentrum bilden«, einheitliche Gebilde sind, in welchem Falle die sich allmählich berührenden Microsomen zusammengeflossen sein müßten, oder ob jene Körnchen jetzt noch aus den einzelnen Microsomen bestehen, deren Zwischenräume für unsere Linsen zu klein geworden sind, um noch gesehen werden zu können, so daß sie nur eine neue Einheit zu bilden scheinen, vermag ich mit Bestimmtheit nicht zu sagen. Ich neige aber stark zu der letzteren Annahme, besonders wenn ich die Erfahrungen, die ich bei Fig. 71 machen konnte, berücksichtige. Hier sieht man bei 1000facher Vergrößerung selbst mit Zeissschen Linsen (Trockensystem) an den Polen der Spindel je nur ein einziges Centrosom. Bei Immersion und etwa 1500facher Vergrößerung dagegen lösen sich diese Centrosomen in Körnchengruppen auf; wie dies Fig. 71*a* demonstriert. Übrigens ist auch in Fig. 71 an einem Pol (rechts oben in der Zelle) der Zusammentritt von Microsomen zum »Microcentrum« in vollem Gange.

---

[1] Dieser Kontraktion würden auch die »Radien« welche vom Centrosom in das Cytoplasma ausstrahlen, ihre Entstehung verdanken; sie wären nichts anderes, als die mehr oder weniger direkt auf den Konzentrationspunkt gerichteten Wabenwandungen.

In Fig. 70 (*Cyclas cornea*) gelang mir bis jetzt die Auflösung der beiden Centrosomen an den Spindelpolen nicht; ich bin aber davon überzeugt, daß noch leistungsfähigere Linsen auch diese Centrosomen, die sich schon durch ihre relative Größe verdächtig machen, in Körnchengruppen auflösen würden.

Nach dieser Auffassung der Dinge besteht kein prinzipieller, sondern bloß ein gradueller Unterschied zwischen denjenigen Zellen, die ein »Centrosom« zeigen und solchen, bei denen es fehlt. Im ersten Fall treten die Microsomen in engere Beziehungen zueinander wie im andern Fall, wo es zur Bildung neuer Einheiten — eben der Microcentren — nicht kommt, wobei allerdings vorläufig noch nicht ausgemacht ist, weshalb sich die Kontraktion des Oxychromatins — das ja die Ursache des Zusammenschubs jener Microsomen ist — bald stärker, bald schwächer bemerkbar macht.

Nach meinen Beobachtungen, die — wie gesagt — an sehr vielen Zellen und vorzüglichen Präparaten angestellt wurden, entstehen also die »Microcentren« nicht durch Teilung eines ursprünglichen Centrosoms, sondern — im Gegenteil — durch Vereinigung mehrerer ursprünglich getrennter Körnchen — der Cytomicrosomen — auf engem Raum. Die »Pole« einer sich teilenden Zelle sind demnach nicht der Schauplatz einer Teilung von Körnchen, sondern einer im Gefolge der Kontraktion oxychromatischen Grundmaterials stehenden Konzentration von Körnchen.

Das erklärt uns zunächst ungezwungen die Beobachtung, daß an den Polen einer Spindel ein, zwei, drei, vier oder auch mehr Körnchen auftreten können; begreiflich finden wir es ferner auch, wenn diese Körnchen recht oft verschieden groß sind, und unschwer läßt sich die helle Zone deuten, welche die Körnchen des Microcentrums bei Anwendung gewöhnlicher Tinktionsmittel umgibt. Das Ehrlich-Biondische Farbstoffgemisch, das ja auch das Oxychromatin färbt, zeigt — wenigstens so weit meine Beobachtungen reichen — jene Zone nicht. — Findet irgendwo im Cytoplasma eine Kontraktion der oxychromatischen Grundmasse und demzufolge auch eine Konzentration mehrerer Cytomicrosomen auf einen beschränkten Raum statt, so muß notwendigerweise die nächste Umgebung dieser Lokalität, da sie körnchenfrei geworden ist, in den gewöhnlichen Färbemitteln weniger tinktionsfähig sein, wie vor diesem Akt. Bedenken wir endlich, daß auch die Grundsubstanz der Microcentren oxyphiler Natur ist, so verstehen wir, weshalb die meisten der jetzt gebräuchlichen Farbstoffe die Körnchen des Microcentrums unvermittelt nebeneinander bestehen lassen und einen Kontakt zwischen ihnen nicht aufzuzeigen vermögen.

Zusammenfassung.

1) Die oxychromatische Grundsubstanz des Nucleolus steht durch die sog. inneren Kernbrücken mit dem Oxychromatin des Kernes und letzteres vermittels der äußeren Kernbrücken mit demjenigen des Cytoplasmas in direkter Verbindung.

2) Die oxychromatische Grundsubstanz der Zelle ist also kontinuierlich.

3) Dies trifft sowohl für pflanzliche wie für tierische Zellen zu.

4) Das Basichromatin sitzt überall auf oxychromatischer Grundlage.

5) Das Basichromatin entsteht in den Nucleolen aus oxychromatischem Material.

6) Dieses Basichromatin wandert auf den inneren Kernbrücken in den Nucleus hinüber, wo es sich zunächst wandständig anlagert, und von hier gelangt es auf den äußeren Kernbrücken in das Cytoplasma.

7) Die Cytomicrosomen, welche basophile Reaktion zeigen, sind

solche direkt dem Kern, indirekt dem Kernkörperchen entstammende Chromatinportionen.

8) Auch das Oxychromatin der Zelle und des Kernes wird möglicherweise vom Nucleolus geliefert oder doch vermehrt.

9) Eine Kernmembran existiert nicht.

10) Das sog. Centrosom besteht aus basichromatischem Material.

11) Es ist kein individualisiertes Gebilde der »ruhenden« Zelle, sondern entsteht infolge lokaler Differenzierung des Protoplasmas anläßlich der Mitose.

12) Es scheint bei der Teilung eine passive Rolle zu spielen.

13) Das sog. »Microcentrum« entsteht nicht durch Teilung eines Centrosoms, sondern durch Vereinigung ursprünglich getrennter Microsomen.

14) Die Teilung des Kernes wird nicht eingeleitet durch eine Teilung der Centrosomen; die »Pole« entstehen vielmehr an verschiedenen Punkten des Cytoplasmas.

15) Die Zelle ist ursprünglich nicht bipolar, sondern multipolar.

16) Die Spindelfigur ist keine Neubildung, sondern entsteht aus dem oxychromatischen Wabenwerk des Kernes und des Cytoplasmas, soweit dieses Wabenwerk zwischen den sich bildenden Polen liegt.

17) Die Kerne der Pollenkörner der Liliaceen reagieren verschieden: Der eine zieht besonders den basischen, der andre vornehmlich den sauren Farbstoff des Ehrlich-Biondischen Farbstoffgemisches an.

18) Ähnlich verhalten sich die zwei Kerne der ciliaten Infusorien: Der Macronucleus ist basophil, während der Micronucleus vorwiegend aus oxychromatischem Material besteht.

Literatur.

Die Arbeiten von Harless [1], Axmann [2 und 4], Lieberkühn [3], Stilling [5], Wagener [6], Owsjannikow [8], Arnold [10], Mauthner [11], Beale [12] und Hensen [13] beschäftigen sich ausschließlich mit den Ganglienzellen. Diese Autoren (mit Ausnahme Stillings) sehen vom Kern sowohl wie vom Kernkörperchen jener Zellen Fortsätze abgehen, von denen diejenigen der Nucleoli zu wahren Nervenprimitivfasern werden sollen. Ihre Untersuchungen haben für uns nur insofern Interesse[1], als sie offenbar die Veranlassung zu Frommanns

---

[1] Daß Owsjannikow [8] bereits auf einen »espace vide« in der Zelle aufmerksam macht, wurde früher hervorgehoben.

Hervorgehoben soll indes noch werden, daß Stilling bereits auf Fäden aufmerksam macht, welche vom Kernkörperchen ausgehen.

Publikationen waren; denn die erste Arbeit [14], die mir von diesem Forscher bekannt geworden ist, bewegt sich ganz in den Bahnen, die von den genannten Autoren, besonders von Harless und Lieberkühn, vorgezeichnet worden sind und er kommt auch, wie wir sehen werden, in dem für uns besonders wichtigen Werk vom Jahr 1867 [27] darauf zurück.

Frommann [14] benutzte zur Untersuchung die Ganglienzellen aus dem Vorderhorn vom frischen Rückenmark des Rindes.

»Der Kern (dieser Zellen) ist meist deutlich doppelt konturiert.... Vom Zellparenchym erscheint er nicht selten durch einen schmalen, lichten Saum längs eines geringeren oder größeren Teiles seines Umfanges getrennt. In seinem Innern trifft man eingebettet in eine sehr feinkörnige oder homogene Substanz eine wechselnde Anzahl heller, etwas glänzender Körner.... Häufig ließ sich nachweisen, daß einzelne von den Körnern die scheinbaren Enden von schief aufsteigenden Fäserchen waren.... Sie liefen vereinzelt oder zu zwei bis sechs dicht nebeneinander, radiär vom Rande des Kernes nach dem Kernkörperchen zu.... Viele der Fäserchen konnten nicht über den Kern hinaus verfolgt werden, andere dagegen durchsetzten ihn und traten in das Zellparenchym über. ... einzelne verschwinden bald nach dem Abgang vom Kern, andere erst in der Nähe der Zellränder; der andere, häufig größere Teil geht dagegen unmittelbar in Fibrillen der Fortsätze über, stellt somit deren in den Kern einmündende Enden vor....

Das Kernkörperchen ist rund oder oval ... und enthält in seinem Innern fünf bis zehn oder mehr kleine, helle, runde, stärker glänzende Flecke.... Von den mittelgroßen und großen Flecken läßt es sich häufig nachweisen, daß sie die Einmündungsstellen von feinen Fäserchen bezeichnen, die in das Kernkörperchen oder aus ihm treten.... Wiederholt gelang es, einzelne Fasern des Kernkörperchens durch den Kern und die Zelle bis in den Anfang eines Ausläufers hinein zu verfolgen und ein paarmal schien in mehrere Fortsätze derselben Zelle je eine Faser des Kernkörperchens zu treten.« ...

... S. 143: »An vielen Zellen verliefen die vom Kernkörperchen ausgehenden Fäden nicht frei zwischen den übrigen Fibrillen, sondern eingeschlossen in einem vom Kern ausgehenden röhrigen Fortsatz. (Lieberkühn!) Es fanden sich dann im Kern blasse, mattglänzende, scheibenartige Körper, ... die in ihrer Mitte ein helles, stärker glänzendes Korn trugen. Oft gelang es, den Übergang des letzteren in eine feine, glänzende Faser zu verfolgen, die ... in das Kernkörperchen einmündete.... Zwischen den Kernscheiben fanden sich in geringer Anzahl isoliert von der Zelle eingetretene Fäserchen.«...

... S. 147: »An den Zellen der Spinalganglien des Kindes fanden sich zum Teil ähnliche Verhältnisse wie an den Zellen der Vorderhörner. ... Kern und Kernkörperchen bildeten den Ausgangspunkt von Fasern, die in die Zellsubstanz übertraten und in derselben verschieden weit zu verfolgen waren.... Es kamen auch hier neben den feineren, andere, beträchtlich dickere vor. Sie traten vom Kern teils vereinzelt, teils in Bündeln von drei bis sechs Fasern ab....

Zwischen den Bündeln oder statt ihrer, wenn sie nicht sichtbar waren, fanden sich vereinzelt vom Kern abgehende ... Fasern. Häufig waren dieselben nur in der nächsten Umgebung des Kernes und zwischen ihnen noch andere Fasern sichtbar, die nur an dem Kern vorbeistreiften und sich in der Zellsubstanz verloren....

Außerdem kommen in den Zellen der Spinalganglien vom Kern ausgehende Fortsätze vor, die ganz der von LIEBERKÜHN und WAGENER (6) gegebenen Beschreibung entsprechen.«...

Im wesentlichen ähnlich lauten die Ergebnisse der folgenden Untersuchung FROMMANNS [15], ebenso diejenigen der Arbeit ARNOLDS [16] und der zweiten im Jahr 1865 veröffentlichten Abhandlung FROMMANNS [17].

Im Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften Nr. 6 scheint in demselben Jahr eine dritte Arbeit FROMMANNS [18] publiziert worden zu sein, die mir leider nicht zugänglich war. Daß sie den bereits genannten [15 und 17] folgte, schließe ich 1) daraus, daß erst die Publikation FROMMANNS vom Jahr 1867 auf sie verweist, während die Abhandlung in VIRCHOWS Archiv Bd. XXXIII sich nur auf die in Bd. XXXII derselben Zeitschrift veröffentlichte Mitteilung beruft; 2) aus einem Fortschritt, den die Arbeit [18] der andern [17] gegenüber aufweist.

FROMMANN selbst referiert [27] folgendermaßen über den Inhalt jener Abhandlung [18]:

»Über die Bindegewebszellen des Rückenmarkes habe ich vor einiger Zeit Beobachtungen mitgeteilt, wonach dieselben nicht mehr als so einfache Gebilde erscheinen, wie man bisher geglaubt. Fortgesetzte Untersuchungen bestätigten die damals gewonnenen Resultate und ergaben weiter die interessante Tatsache, daß ganz analoge Verhältnisse sich auch an andern Bindegewebszellen, sowie an den Epithelien der Mundhöhle und an den Capillaren nachweisen lassen. Die ersten darauf bezüglichen Beobachtungen machte ich bei der Untersuchung der Veränderungen der Neuroglia bei der grauen Degeneration, wo ich wiederholt Zellen fand, aus deren Kern einzelne oder mehrere Fäserchen entsprangen, die teils schon bald im Protoplasma wieder schwanden, teils die Zelle verlassend, frei in das umgebende Gewebe übertraten. An faserige, vom Kern nur ausstrahlende Verdichtungen des Protoplasmas . . . konnte ich nicht denken, da ich die Fasern nicht bloß bis an, sondern bis in den Kern treten sah und sie zum Teil das Protoplasma durchbohrten und wie feine Cilien aus demselben hervorragten. Die nächste Frage schien vielmehr die zu sein, ob es sich hier um pathologische Bildungen handle, oder ob die Kerne der Bindegewebszellen schon unter normalen Verhältnissen Fasern zum Ursprung dienen. Die bereits an den Ganglienzellen gemachten Beobachtungen ließen mich das letztere vermuten . . . und es gelang diesmal auch, den Abgang außerordentlich feiner Fasern aus den Kernen und aus dem Protoplasma der Bindegewebszellen nachzuweisen. . . . Wie an den Ganglienzellen waren es auch hier zuerst die vom Kernkörperchen ausgehenden hellen, glänzenden Fäden, die ich mit Bestimmtheit wahrnahm, und erst später wurde ich auf die neben ihnen aus dem Kern und aus dem Protoplasma entspringenden Fasern aufmerksam.« . . .

Die Arbeit von Deiters [19] war mir ebenfalls nicht zugänglich. Doch scheint sich seine Abhandlung weniger mit den uns hier interessierenden Verhältnissen zu berühren, wie die soeben zitierte Frommanns. Dasselbe gilt von den andern Publikationen der Jahre 1866 und 1867: Sander [20], Bidder [21 und 25], Courvoisier [22], Guy [23], Kollmann und Arnstein [24] und Jolly [26]. Sie fassen speziell Ganglienzellen ins Auge und studieren die Beziehungen der Nervenfasern und Achsencylinderfortsätze zum Kern und Kernkörperchen.

Ebenfalls im Jahre 1867 erschien Frommanns Hauptarbeit, auf welche bereits früher einigemal aufmerksam gemacht worden ist.

Frommann [27] schließt hier, wie oben bemerkt, an seine Untersuchung [18] an und bemerkt:

»Die weitere Untersuchung ergab, daß nicht nur vom Kernkörperchen, sondern auch vom Kern Fasern entspringen. Bei genauer Durchmusterung des Kerninhaltes traf ich in demselben neben den Körnchen und zum Teil von ihnen als ihren Enden ausgehend, häufig Fäserchen, die teils innerhalb der Ebene des Gesichtsfeldes, teils etwas schräg zu derselben hervortraten. . . . Einzelne derselben ließen sich über den Kern hinaus in das Protoplasma verfolgen, wo sie in der Nachbarschaft des Kernes oder erst näher am Zellrande wieder verschwanden, seltener traten sie frei von der Zelle ab. . . . Der Durchmesser der Fasern unterliegt beträchtlichen Schwankungen und variiert noch mehr, als der der

Fäden des Kernkörperchens. . . . Es kann . . . die Frage aufgeworfen werden, ob nicht die sämtlichen feinen, im Kern endenden Fasern dem Kernkörperchen angehören, so daß ihre Enden im Kern nur scheinbare sind . . . und sich schließlich doch noch in das Kernkörperchen einsenken. Hiergegen spricht einmal der Umstand, daß häufig schon die Zahl der sichtbaren, im Kern endenden Fasern zu beträchtlich ist, als daß sie sämtlich im Kernkörperchen . . . Platz finden könnten. Bei einem Teil der Kernfasern weicht ferner ihre Richtung von der der Kernkörperchenfäden so sehr ab . . . Außerdem aber endet auch ein Teil der Kernfasern nicht frei im Kern, sondern in den, in seinem Innern in wechselnder Häufigkeit und Dichte eingelagerten, hellen, glänzenden Körnchen. Die letzteren finden sich in gleicher Weise an frischen wie an gehärteten Präparaten. . . . Die von den Körnchen ausgehenden Fasern waren bald nur sehr kurz sichtbar, die ersteren erschienen wie geschwänzt, bald konnten die Fasern über die Grenze des Kernes hinaus verfolgt werden. An Fasern, die schräg aufsteigen, war ich häufig zweifelhaft, ob sie in einem Körnchen enden, da auch ihr Ende oder optischer Querschnitt unter der Form eines Körnchens erscheint, dagegen habe ich mich an ganz in der Schnittebene verlaufenden Kernfasern davon überzeugt, daß deren sowohl solche vorkommen, welche in den Körnchen enden, in dasselbe wie in ein kleines, ihrem Ende aufsitzendes Knöpfchen auslaufen, als solche, wo ein solcher Übergang wenigstens nicht nachweislich ist, die frei, wie abgeschnitten aufzuhören scheinen . . . Neben den Kernfasern und den Kernkörperchenfäden traten von einer im ganzen geringen Zahl Kerne noch breitere, mehr bandartige, den Kernröhren der Ganglienzellen ähnliche Gebilde ab, welche den Durchmesser der größeren Kernkörperchen besaßen . . .

Kernröhren oder Stränge treten an verschiedenen Stellen hervor . . . Scharfe Grenzen zwischen ihnen und den breiteren Kernfasern lassen sich nicht ziehen und ich habe sie nur vorläufig als besondere Gebilde hervorgehoben . . .

Wie an den Zellen gehärteter Präparate, so sah ich Kernfasern und Kernkörperchenfäden auch an frisch und unter Jodserum untersuchten . . .

Nach dem Gesagten haben ‚Körner‘ . . . und Kerne das Gemeinschaftliche, daß Fasern von größerer und geringerer Feinheit aus ihrem Innern, und vom Kernkörperchen, wo ein solches vorhanden, Fäden entspringen, die beide bis in die umgebenden Protoplasmaschichten, mitunter noch darüber hinaus verfolgt werden können, und von denen die ersteren teils mit Körnchen in Verbindung stehen, teils nicht« . . .

S. 24. »An einem Teil der . . . Capillaren der grauen Substanz vom Rind fielen zunächst Kerne auf, von deren einem oder beiden Polen feine oder derbe, faserartige Bildungen abgingen . . . und oft benachbarte Kerne miteinander verbinden. Sie sind mit der Hülle des Kernes verschmolzen, verbreitern sich häufig in ihrem Ansatzstück und die dickeren dieser Fasern schließen in demselben mitunter ein Paar helle, glänzende Körnchen ein . . .

Die Kerne der Capillarmembran . . . enthalten in ihrem Innern ziemlich dicht gestellte feine Körnchen, zwischen denen noch in bald gleichmäßiger, bald ungleichmäßiger Verteilung derbere vereinzelt oder zu mehreren eingestreut sind . . . Im Innern vieler Kerne sah ich nur Körnchen oder kurze Fragmente von Fasern, dagegen nahm ich bei fortgesetzter Beobachtung häufig einzelne oder mehrere Fasern wahr, die aus dem Kern, bald seiner Peripherie, bald seinem Centrum näher, teils aus einzelnen derberen Körnchen, teils wie es schien frei entsprangen und in die Capillarmembran übergingen . . .

Stellt man bei Untersuchung der Kerne genau ihre Konturen ein, so wird man zwar auch Fasern abgehen und die letzteren durchsetzen sehen, indessen in geringerer Zahl, als wenn man unter vorsichtigem, sehr geringem Wechsel der Einstellung die Konturen umgeht. Es treten dann noch Fasern hervor, die man vorher nicht oder nicht deutlich wahrgenommen, und ebenso wird man erst dadurch auf kleine, wie es scheint im flachen Bogen in den Kern tretende Faserbündel aufmerksam, wie ich sie in ganz ähnlicher Weise an den Kernen der Ganglienzellen beobachtet hatte. Liegen die Bögen, welche die Fasern eines solchen Bündels beschreiben, in Ebenen, die zur Ebene des Gesichtsfeldes mehr oder weniger senkrecht stehen, so sieht man bei scharfer Einstellung der Kernkonturen nur ein Trupp Körnchen; bei ganz geringem Heben des Tubus treten dagegen sofort die Fasern hervor, die abgeschnitten zu enden scheinen, sich auch bei der genauesten Beobachtung nicht weiter verfolgen lassen, nicht, wie es mitunter der Fall ist, über den Kern weglaufen, während die Körnchen verschwunden sind . . .

Die an den Zellen der Neuroglia, Pia mater und an den Capillaren gemachten Beobachtungen, sowie die ähnlichen schon früher an den Ganglienzellen gemachten Wahrnehmungen mußten zu weiteren Untersuchungen in dieser Richtung auffordern. Als sehr geeignet . . . erwiesen sich die Zellen des Nabelstranges . . . Innerhalb der homogenen

... Substanz des Kernes fanden sich neben sehr feinen Körnchen in wechselnder Zahl derbe, mehr glänzende eingelagert, die bald nur zu wenigen, 3—4, bald zu 8—10, mitunter bis zu 20 vorhanden und wo sie in größerer Menge eingestreut waren, eine ungleichmäßige Verteilung zeigten, bald zu 2—4 dicht zusammenstanden, bald weiter auseinander gerückt waren.

Von den derberen Körnchen sieht man öfters Fäserchen von geringerem Durchmesser als die letzteren ... abgehen, die teils schon innerhalb des Kernes wieder verschwinden und nur als feine fadenartige Anhänge der Körnchen erscheinen, teils sich über den Kern hinaus verfolgen lassen und dabei seinen Doppelkontur, wo ein solcher vorhanden, durchbrechen. Derartige Faserabgänge konnte ich an vielen Kernen nicht, an andern vereinzelt oder zu mehreren wahrnehmen, wo sie dann aus Körnchen entsprangen, die bald der Peripherie des Kernes, bald seinem Mittelpunkt näher, bald dicht zusammen, bald weiter auseinander lagen. Neben diesen Fasern kamen andere vor, die zwar auch im Kern endeten, die aber in demselben nicht in ein Körnchen, wie in eine knopfartige Anschwellung ausliefen, sondern frei wie abgeschnitten aufhörten. Sie besaßen zum Teil dieselbe Feinheit wie die ersteren, zum Teil waren sie derber und ließen sich dann weiter in das Protoplasma, selten noch über dasselbe hinaus verfolgen. Die Menge der sichtbaren Kernfasern war sehr wechselnd. An den Kernen, wo sie überhaupt zu erkennen waren, fanden sie sich meist zu 3—5, mitunter aber in größerer Zahl und in dichter Stellung, so daß in einzelnen Fällen ihre Austritte aus dem Kern seine Konturen stellenweise undeutlich machten. Ihr Verlauf war gerade oder wenig gebogen, und nur vereinzelte griffen unter stärkerer Krümmung hakenförmig in den Kern ein ...

Außerdem fand sich an manchen Kernen eine sichelförmige Einfassung eines Teils ihres Umfanges durch einen lichten durchscheinenden Hof. ...

Von den aus dem Kern getretenen Fasern waren es immer nur ganz vereinzelte, derbere, welche über die Zellgrenze hinaus verfolgt werden konnten, der bei weitem größte Teil verschwand in der ihr zunächst umschließenden Protoplasmaschicht, ohne daß es mir gelungen wäre, über ihr weiteres Verhalten einen Aufschluß zu erlangen. Es fielen mir innerhalb des bald mehr feinkörnigen, bald mehr homogenen Protoplasma zwar vereinzelte Körnchen auf, die den derberen des Kernes nach Aussehen und Stärke vollkommen glichen, indessen sah ich dieselben mit Kernfasern nicht in Verbindung und überhaupt Fäserchen von ihnen nicht abgehen.

Dagegen schienen in dieser Beziehung die Zellen des Nabelstranges von einem 5monatigen Fötus weitere Anhaltspunkte zu gewähren. Dieselben waren sehr groß, enthielten zum Teil mehrere und meist große Kerne, und in ihrem Protoplasma traten die erwähnten Körnchen in größerer Zahl hervor als an den bis dahin untersuchten Nabelsträngen Neugeborner mit meist nur einkernigen und im Verhältnis zu jenen kleinen Zellen. . . . Die Körnchen des Kernes und die von ihnen ausgehenden, sowie die frei im Kern endenden Fasern traten ganz in der gewöhnlichen Weise hervor, und das Aussehen des Kernes war nur insofern verändert, als die zwischen seinen Fasern und Körnchen befindliche Substanz trübe geworden war. Es fand sich nun einmal, daß hier und da, obschon im ganzen selten, einzelne derbere benachbarte Körnchen des Kernes durch ganz kurze und feine, aber noch wohl erkennbare Fäserchen verbunden waren, und daß weiter einzelne der aus dem Kern getretenen Fasern in eins der in der Umgebung seiner Peripherie gelegenen Körnchen des Protoplasmas sich fortsetzten, in demselben scheinbar endeten. Dabei waren die betreffenden Kernfasern teils nachweislich aus einem Körnchen des Kernes und meist einem peripherisch gelegenen, entsprungen, teils nicht, es bestand also im ersteren Fall eine Verbindung zweier benachbarter, innerhalb und außerhalb des Kernes gelegener Körnchen durch eine sehr feine Faser, mithin ein direkter Zusammenhang von, dem Aussehen und der Größe nach wenigstens gleichartigen, teils dem Kern, teil dem Protoplasma angehörigen Teilen. . . .

So gering auch die Zahl der gemachten Beobachtungen war und so gewagt es erscheinen mag, daran Vermutungen zu knüpfen, so legten sie doch die Frage nahe, ob nicht die Körnchen des Kernes und die gleichen hier verhältnismäßig großen Körnchen des Protoplasmas die Knotenpunkte eines außerordentlich feinen Netzes unter sich verbundener Fasern bezeichnen, so daß von den aus dem Kern tretenden Fasern, der bei weitem größere Teil nur die Verbindung zwischen den im Kern und den im Protoplasma enthaltenen, unter sich ebenfalls zusammenhängenden Körnchen herstellen, selbst also nur einen Bestandteil dieses Fasernetzes bilden würde, von dem dann wieder einzelne Fasern frei abtretend die Zelle verlassen. Gegen den Einwand, daß es sich um Beobachtungen an Spirituspräparaten und somit vielleicht um Gerinnungserscheinungen handle, ist hervorzuheben, daß Körnchen und Fasern das gleiche Aussehen wie an frisch untersuchten Zellen hatten und daß ich die Verbindungsfasern der Körnchen im Protoplasma an frisch untersuchten Knorpelzellen, dieselben Verbindungsfasern im Kern in den Kernen der Mundhöhlenepithelien nachweisen konnte. . . .

Ganz ähnlich wie an den Gliazellen und den Zellen des Nabelstranges waren die Verhältnisse an den Knorpelzellen. Zur Untersuchung wurde frischer Gelenkknorpel vom Rind, Schaf und Schwein, sowie hyaliner Knorpel vom Frosch und Salamander und als Zusatzflüssigkeit Jodserum oder die von M. Schultze empfohlene Eiweißlösung verwandt. . . .

S. 31. Ganz ähnlich waren die Verhältnisse in den Zellen der Balken des osteogenen Gewebes . . . Die Zellen der Markräume waren durch die Größe einesteils ihrer Kerne und der Kernkörperchen ausgezeichnet und die abgehenden Fäden der letzteren hier verhältnismäßig leicht zu erkennen. . . . In den Kernen fanden sich wieder neben den feinen Körnchen derbere, mehr glänzende, die zu 3—5, mitunter bis zu 9 vorhanden waren und von denen zum Teil nachweislich feine, den Kern verlassende Fasern abgingen, während bei andern Kernfasern ein Enden in den Körnchen des Kernes nicht konstatiert werden konnte. Der Übertritt der von den Körnchen abgehenden Fasern in das Protoplasma war namentlich dann häufig zu beobachten, wenn die Körnchen in der Nähe des Kernrandes lagen und ich sah dann nicht selten die vereinzelt oder zu zweien und dreien dicht zusammenstehenden Körnchen mit Fasern in Verbindung, die in das Protoplasma hinein verfolgt werden konnten, in demselben aber wie auch die frei im Kern endenden Fasern nur noch auf kurze Strecken hervortraten. Die Feinheit der Kernfasern, wie die Zahl der sichtbaren, war ziemlich wechselnd, von manchen Kernen gingen deren bis sechs ab. . . .

Außer an den Nervenzellen, den Capillaren und den Zellen der Gewebe der Bindesubstanz habe ich die Kernfasern und die Kernkörperfäden noch an den Epithelien der Lippenschleimhaut gefunden . . . Die Menge der sichtbaren Faserabgänge war sehr wechselnd; an vielen Kernen gelang es nicht, einen einzigen nachzuweisen, dagegen sah ich auch oft Kerne, deren Konturen auf den ersten Blick ganz glatt waren, wo Faserabgänge ganz zu fehlen schienen und konnte dieselben bei fortgesetzter Untersuchung doch noch nachweisen. . . .

Auffallend schien es, daß häufig namentlich die sehr zarten und dabei blassen Fäserchen nur bis zum Kernrand, aber nicht darüber hinaus verfolgt werden konnten; es schien nicht wahrscheinlich, daß sie gerade nur bis zum letzteren in der Gesichtsebene verlaufen und dann plötzlich in andere Richtungen, die sie der Verfolgung entziehen, umbiegen sollten, und es ergab sich, daß dann die Kerne hier wie im

Nabelstrang längs eines Teiles ihres Umfanges oder in der ganzen Ausdehnung desselben von einem schmalen, aber an verschiedenen Stellen verschieden breiten Hofe einer lichten, durchscheinenden Substanz eingefaßt waren. . . . Nachdem ich einmal auf den Grund des scheinbaren Verschwindens der Kernfasern aufmerksam geworden, gelang es mir doch häufig, sie auch innerhalb dieses Hofes, wenn auch weniger leicht als im Kern, und wie eingetaucht in eine Flüssigkeit, zu erkennen und bis zum Übertritt in die mehr opake Zellsubstanz zu verfolgen. . .

S. 35. An einem Epithelialkrebs der Unterlippe (Spirituspräparat) fanden sich in den der Oberfläche näheren Teilen der Neubildung beträchtliche Lager von . . . meist einkernigen Zellen . . . Die Kerne waren ziemlich groß, meist doppelt konturiert und zum Teil von einem ähnlichen, nur breiteren lichten Hof umgeben, wie er sich um die Kerne der Lippenepithelien fand. Die nicht in allen Kernen deutlichen Kernkörperchen waren häufig groß. . . . Fäden derselben mitunter zu einem oder zwei sichtbar, aber selten über das Niveau des Kernes hinaus zu verfolgen. Die Kernfasern waren unter sich auch hier an Stärke verschieden, aber zum großen Teil stärker als die der Kerne der Lippenepithelien und viel leichter und in größerer Zahl als an den letzteren zu sehen, so daß Abgänge von 8—10 Fasern in gleichmäßiger oder ungleichmäßiger Verteilung gar nicht selten längs der Kernperipherie wahrgenommen werden konnten. Die meisten ließen sich nicht wiet in die Zelle hinein verfolgen, endeten oder verschwanden bereits in der Umgebung des Kernes, nachdem sie den ihn einschließenden lichten Hof durchsetzt hatten, einzelne stärkere aber erreichten nahezu den Rand der Zelle. Für einen Teil der Fasern erwiesen sich wieder die derberen Körnchen des Kernes als ihre Enden . . . diejenigen Fasern, welche aus dem Kern austraten, gingen jenseits desselben, aber in seiner unmittelbaren Umgebung, mitunter wieder in ein Körnchen über, das die gleiche Stärke und das gleiche Aussehen besaß, wie die des Kernes. . . . In andern Fällen endete eine im Protoplasma von einem Körnchen abgehende Faser scheinbar frei im Kern . . .

Die Untersuchung der angeführten Zellen hatte ergeben, daß Kern und Kernkörperchen nicht in sich abgeschlossene, einfache, sondern zusammengesetzte Gebilde sind und den Ausgangspunkt von Fasern und Fäden bilden, durch welche sie teils mit dem Protoplasma, teils mit dem die Zellen umgebenden Gewebe in Verbindung stehen. . . . Feine Verbindungsfasern zwischen benachbarten Körnchen (des Kernes) habe ich nur an den Kernen der Mundhöhlenepithelien und an denen des fötalen Nabelstranges, im ganzen aber selten wahrgenommen

Viel häufiger traten dagegen Fasern hervor, welche ebenfalls mit den Körnchen zusammenhingen und von dem Kerne ab, und in das Protoplasma übertraten, dieselben waren zum Teil außerordentlich fein, zum Teil, wenn auch nur relativ, derb und leichter erkenntlich. Vereinzelt habe ich die derberen an allen darauf untersuchten Präparaten wahrgenommen, in größerer Häufigkeit nur an den Kernen des Nabelstranges, an manchen Präparaten vom Gelenkknorpel des Rindes, Schafes und Schweines und bei Epithelialkrebs. Die Körnchen, aus welchen sie entsprangen, lagen meist der Kernperipherie nahe, mitunter aber auch weiter im Innern des Kernes, und dabei war die Richtung der Fasern eine sehr wechselnde. . . . Ihr Verlauf war geradlinig oder etwas bogenförmig. . . .

Über die Beziehungen der Kernfasern zum Protoplasma vermochte ich Anhaltspunkte nur an den Knorpelzellen, den Zellen des fötalen Nabelstranges und Epithelialkrebses zu erhalten, wo ich sowohl Kernfasern, die frei im Kern zu enden schienen, als solche, die in demselben mit einem Körnchen zusammenhingen, im Protoplasma wieder in Verbindung mit einem Körnchen sah, das denen des Kernes nach Aussehen und Größe ganz glich. Nur in den angeführten Zellen sah ich diese verhältnismäßig derberen Körnchen im Protoplasma in größerer Zahl und dann wie mit den Kernfasern, so auch mitunter unter sich in Verbindung. . . .

S. 37. Die aus dem Kern tretenden Fasern habe ich in allen angeführten Zellen gesehen und bei der oft wiederholten und auf diesen Punkt gerichteten Untersuchung von ihrem Vorhandensein mich immer wieder überzeugt. . . . Es schien in den meisten Fällen, als seien die aus dem Kern tretenden Fasern und mehr noch die vom Protoplasma abgehenden. durch verhältnismäßig größere Derbheit ausgezeichnet und deshalb bei der angewandten Vergrößerung allein deutlich nachweisbar. . . .

S. 38 . . . ich glaube, daß eine Teilung des Kernkörperchens und des Kernes und das Voneinanderrücken der aus der Teilung hervorgegangenen Kerne nicht ohne Aufhebung der bestehenden Strukturverhältnisse und damit auch der Funktion der Teile zustande kommen kann. . . .

Eine weitere Frage ist es, ob die Fasern und Körnchen des Kernes und des Protoplasmas solide oder hohle Gebilde sind. . . .

Bei der Feinheit der meisten Fasern des Kernes und des Protoplasmas bedurfte es zu ihrer Wahrnehmung der schärfsten und ruhigsten Beobachtung; aber auch ungeachtet derselben habe ich sie an zahlreichen Zellen vermißt, fand sie dagegen häufiger bei Anwendung des Immersionssystems Nr. 10 von **Hartnack**. . . .

An den Ganglienzellen der Vorderhörner hatte ich vom Kernkörperchen ausgesandte Fäden wahrgenommen, die . . . zum Teil bereits innerhalb des Kerns wieder verschwanden, nachdem sie den lichten und schmalen, das Kernkörperchen häufig einfassenden Hof durchsetzt, zum Teil in Kernröhren übertraten und in ihnen als Achsenfaden weiter verliefen, zum Teil aber in das Protoplasma übergingen und in demselben und mitunter erst in dem Anfangsteil der Ausläufer verschwanden oder frei von der Zelle abtraten«. . . .

Aus der Arbeit **Ransoms** [28] ist bereits ein Punkt hervorgehoben worden. Von den Untersuchungen **Schwalbes** [29], **Hensens** [30], **Courvoisiers** [31], **Arndts** [32], **Lipmanns** [33], **Lieberkühns** [34], **Lavdowskys** [35] und **Solbrigs** [37] interessiert uns hier znuächst eine Bemerkung **Solbrigs**, daß er in der Lichtung des Raumes zwischen Kern und Protoplasma ein jenen Hof durchspannendes Fadennetz nicht selten bemerkt habe (s. **Leydig** [75], S. 62). Nach **Lieberkühn** [34] befindet sich an manchen Exemplaren der Blutkörper vieler Raupen (Bärenraupe, chinesische Seidenraupe) zwischen der contractilen Schicht und dem Kern ein mit schwach lichtbrechender Flüssigkeit erfüllter Raum, durch welche Fäden von der Innenfläche der contractilen Schicht auf den Kern ziehen. **Courvoisier** hat eine Art Fasern gesehen, welche mit dem »Kernkörperchen« in Verbindung treten.

Von besonderer Bedeutung dagegen werden für das behandelte Thema wieder die Arbeiten **Heitzmanns**, besonders seine Untersuchung [39] vom Jahr 1873. Ich notiere aus ihr folgendes:

»I. Bau des Protoplasmas. Amöben (S. 100). Betrachtet man bei starken Vergrößerungen eine in träger Ortsveränderung begriffene Amöbe aus einer Infusion, so sieht man folgendes:

Im Leibe der Amöbe eingebettet liegt ein runder, homogener, mattgrauer Kern. Derselbe ist umgeben von einem schmalen hellen Saum, und dieser Saum ist am ganzen Umfange des Kernes durchbrochen von sehr zarten, häufig nur in unterbrochenen Zeiträumen deutlich sichtbaren grauen Fäden, deren viele konisch erscheinen, mit je einer vom Kerne ausgehenden Basis und einer gegen die Peripherie des Amöbenleibes gerichteten Spitze. Je eine Fadenspitze senkt sich in je eines der grauen Körnchen ein, welche in dem Leibe verteilt sind. Viele Körnchen stehen mit ihren Nachbarn wieder durch Fädchen in Verbindung, so daß der Amöbenleib den Eindruck macht, als wäre er von einem äußerst zarten Netzwerk durchflochten, dessen Knotenpunkte zu Körnchen verdickt sind. . . .

S. 107. Farblose Blutkörperchen des Menschen. . . . Häufig tauchte im Leibe eines Blutkörperchens bei ansteigender Temperatur (vor 30° C) ein kleiner, dunkel konturierter blasenartiger Kern auf, in welchem konstant ein oder zwei Kernkörperchen lagen. . . . Die in je einem dunkel konturierten Kerne gelegenen Kernkörperchen besitzen feine, radiäre Speichen, die sich in den Randkontur des Kernes einsenken. Vom Randkontur, welcher nach außen stets von einem hellen Saume umgeben ist, gehen wieder zahlreiche Speichen aus, welche in ein das ganze Klümpchen durchsetzendes Maschenwerk einmünden.

II. Das Verhältnis zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Tierkörper.

. . . S. 151. . . . Muskelgewebe (glatte Muskelfasern oder -spindeln). . . . In stark glänzenden Spindeln sind die Kerne nicht sichtbar. Wo die oblongen Kerne in das Auge fallen, ist auch deren, durch zarte Speichen vermittelter Zusammenhang mit dem Netzwerk der lebenden Materie im Prototplasma erweislich. . . .

. . . lebende quergestreifte Muskeln aus dem Schenkel des *Hydrophilus* oder des Flußkrebses . . . Ebenso gehen von der Peripherie eines jeden, an oder nahe der Oberfläche gelegenen, »Muskelkern« genannten Gebildes, und, ist der Kern von einer wahrnehmbaren Lage Protoplasma begrenzt, von letzterem feine konische Zäckchen ab, welche einen schmalen hellen Saum durchsetzen, um in die benachbarten Sarcous elements einzumünden. . . .

S. 154. Daß alle Gewebselemente des Tierkörpers überhaupt »Stachelzellen«, alle Kerne »Stachelkerne« und alle Kernkörperchen »Stachelkernkörperchen« sind, geht aus meinen Schilderungen ohnedies hervor. . . .

III. Die Lebensphasen des Protoplasmas (Bd. LXVIII, III. Abteilg.).

S. 13. In den Knorpelhöhlen von einem 5tägigen Hunde liegen Protoplasmakörper, deren Kerne homogene, oder von kleinen Vacuolen durchbrochene, gelbliche und stark glänzende Massen darstellen. Außer diesen gibt es aber auch zahlreiche kleinere Knorpelhöhlen, die nur von einer Masse erfüllt sind, welche in allen Eigenschaften mit jener der Kerne der früher geschilderten Knorpelkörper übereinstimmt.

Bildet diese Substanz den Kern eines Protoplasmakörpers, dann senken sich die an seiner Peripherie hervorbrechenden Speichen in das Maschenwerk des Protoplasmas ein

S. 44. Protoplasmakörper des Knochens. ... Die Knochenhöhlen eines neugeborenen Hundes enthalten je ein centrales ... Klümpchen von gelblicher Farbe und intensivem Glanze. Um dieses Klümpchen herum ist blasses, feinkörniges Protoplasma gelagert. ... Die vom Klümpchen abgehenden Speichen ziehen in das blasse Protoplasma ein und an Stellen, wo letzteres zu fehlen scheint, direkt in die Grundsubstanz des Knochens.

Protoplasmakörper des Knochenmarkes. ... In allen hier aufgezählten Formen der Elemente des Markes werden die kompakten Klümpchen, die blassen Protoplasmakörper, die Kerne und Kernkörperchen von hellen Säumen begrenzt, welche von jedem der genannten Formelemente aus von radiären Speichen durchzogen sind. ...

V. Die Entzündung der Beinhaut, des Knochens und des Knorpels.

S. 87. Das Bild, welches das Periost des Schulterblattes einer älteren Katze am 3. Tage der Entzündung an Chromsäurepräparaten bietet, ergibt folgendes ... Im blasenförmigen Kerne sieht man bald ein großes, bald ein bis drei kleinere Kernkörperchen. ... Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Elementen aller genannten Formen stellen schmale, helle Säume dar, welche sämtlich von queren, grauen, überaus feinen Streifen durchzogen sind.«

Den Untersuchungen Heitzmanns liegt eine unzweifelhaft großartige Idee zugrunde, nämlich die Idee des kontinuierlichen Zusammenhanges gewisser Zellstrukturen. Dagegen entsprechen seine schematischen Darstellungen der Beschreibung seiner Präparate nicht, und die Figuren der Heitzmannschen Abhandlung enttäuschen noch mehr, wie diejenigen Frommanns.

Kupffer [44] bemerkt S. 237. ... Auf Grund meiner Wahrnehmungen möchte ich den Bau der in Rede stehenden Zellen dahin auffassen, daß dieselben aus zwei Substanzen bestehen, einer centralen, in engster Beziehung zum Kern stehenden, fein granulierten und einer äußern, mehr hyalinen. ...

S. 240. ... Der Zellkörper dieser Drüsenzellen besteht also gleichfalls aus zweierlei Substanz, einer hyalinen Grundsubstanz und der zweiten, in die erstere eingebetteten, netzförmig angeordneten Substanz, die einmal mit den eintretenden Nervenfibrillen sich verbindet und anderseits in enger Beziehung zum Kern steht, indem das Netz durch zahlreiche Fäden gegen die Oberfläche des Kernes ausstrahlt. Der Kern schwebt gleichsam in dem Netzwerk. ...

S. 243. Wie vorhin erwähnt, baucht sich das Keimbläschen oft gegen denjenigen Teil der Peripherie des Dotters aus, wo die Zellenkerne liegen und mit Sorgfalt können gelegentlich feine Streifen. welche durch den Zwischenraum gehen, entdeckt werden.

Eimer [49] »glaubt beim Axolotl wiederholt Fortsetzungen der Wimperfäden direkt in das Netz des Kernes übertreten zu sehen«.

Nach Denissenko [50] besitzen Kern und Kernkörperchen der rechtseitigen Purkinjeschen Zelle Fortsätze.

Klein [54] sieht (S. 320) die Kernmembran »am einen oder andern Punkt unterbrochen und die Fäden des intranucleären Netzwerkes durch diese Öffnung hervortreten«.

S. 329. ... »So ist das Netzwerk in allen endothelialen Zellen unserer Präparate in direkter Verbindung mit dem intranucleären Netzwerk«.

S. 335 (Bindegewebszellen). ... »Der Kern ist oval ... er enthält ein sehr schönes und feines Netzwerk von Fibrillen; diese gehen durch die begrenzende Kernmembran in die fibrilläre Substanz der Zelle, mit welcher sie verschmelzen.«

Arnold [55] sah Fäden der Kerngerüste in den Ganglienzellen, Leberzellen und Wimperepithelien die Kerngrenzen nicht selten überschreiten und sich mehr oder weniger weit in das Protoplasma erstrecken.

Heider [56] hat an riesigen Drüsenzellen aus dem Kopf von *Lernanthropus* den hellen Hof um den Kern beobachtet; außerdem sah er noch »radiale Streifen des Zellinhaltes hineinragen«.

Loos [69] »zeigte das Vorkommen von Eiweiß- oder Colloidtropfen, wie sie in der Zellsubstanz erzeugt werden, auch innerhalb der Kerne des Epithels der Eileiterdrüsen von Batrachiern u. a. Diese Kerne fand er genetzt. und zwar gröber, wie die Zellsubstanz. Er nimmt nach einer Tüpfelung, die an isolierten Kernmembranen zu sehen war, an, daß dieselben Poren besitzen und glaubt, daß Kernnetze und Zellnetze durch diese Poren Zusammenhänge besitzen«. (Zitiert nach Flemming, »Zellsubstanz, Kern und Zellteilung«, 1882.)

Vejdowský [72] betrachtet als die bedeutendste Erscheinung auf den präparierten Längsschnitten der Eier die Connectivfilamente, die radiär von der Wandung der Keimbläschen ausgehen und sich allmählich in den Deutoplasmaelementen verlieren. ...

»Noch deutlicher erscheinen dieselben in den vollständig reifen Eiern. An den Längsschnitten sieht man einzelne Filamente an der Keimbläschenwand befestigt: von hier aus verlaufen sie als Strahlen, die sich noch zu wiederholten Malen verzweigen können und sich im Deutoplasma verlieren.« ...

Mit meinen eigenen Abbildungen stimmen die Figuren Leydigs [75] am besten überein; ich mache z. B. aufmerksam auf Fig. 74, Taf. VII seines Werkes, wo eine Ganglienkugel aus dem Gehirn von *Limax cinereus* demonstriert wird.

Dieser feine Beobachter sagt S. 150: . . . »Die Begrenzung des Kernes geschieht in vielen Fällen einzig und allein durch die verbreiterten Endflächen der Netzbalken. Anstatt einer zusammenhängenden Linie bildet dann im optischen Schnitt eine Punktreihe den Umriß; es verdient bemerkt zu werden, daß man auf Tafeln der älteren histologischen Literatur hin und wieder bereits auf die Zeichnung eines Nucleus trifft, dessen Rand nicht als Linie, sondern als eine Folge von Punkten gehalten erscheint. Die Peripherie des Kernes ist sonach porös und behält diese Eigenschaft selbst noch für den Fall, daß sich eine besondere hautartige Lage auf den Enden der Bälkchen abgesetzt hätte. Durch die Poren treten feine Plasmafäden in den freien Raum um den Kern, durchziehen ihn strahlig und setzen sich mit dem Plasmanetz des Zellenleibes in Verbindung. Sonach hängen Kernkörper, Kern und Zellsubstanz durch Fadennetze unter sich zusammen. . . .

S. 61. Sehr günstige Objekte sind auch die Epithelzellen im Darm verschiedener Raupen und ebenso jene im Magen der Asseln. Überall erstreckt sich ein lichter Raum um den Kern und es spannen sich feine Fäden von der Wand der Höhlung zum Nucleus herüber.

S. 62. Auch in minder umfänglichen Zellen tritt der Binnenraum auf, so z. B. um Muskelkerne herum. An einem mir sonst unbekannten Spannmesserräupchen, welches lebend untersucht wurde, lag jeder Kern der Stammmuskeln aufs klarste in einer geräumigen Höhle. . . .

Den vorangehenden Fällen gegenüber soll indes auch darauf hingewiesen werden, daß an den meisten der frischen lebenden Zellen nichts von einem solchen Hof um den Kern sich zeigt. Erst gewisse Umstände können denselben zur Erscheinung bringen. — Man sieht z. B. in den schönen großkernigen Zellen der Speicheldrüsen einer der Gattung *Chironomus* nahestehenden Dipterenlarve im ganz unbehelligten Zustande den Kern eng umschlossen vom Protoplasma. Doch schon das Auflegen des Deckgläschens genügt, um den feinzackig begrenzten Hohlraum wenigstens teilweise sichtbar zu machen, dessen Randspitzen wieder strahlig gerichtet sind.

In den Ganglienkugeln, welche man aus dem frischen Gehirn einheimischer Gastropoden — *Limax* und *Arion* — nimmt, vermißt der erste Blick durchaus den freien Raum um den Kern, und nur bei starker Vergrößerung entdeckt man die Spur eines feinen, hellen Saumes zwischen Kern und Plasma. Stellen sich aber bei der absterbenden Ganglienkugel oder nach Einwirkung von Reagenzien Zusammenziehungen ein, so kann sich die Lichtung des Raumes so weit auftun, daß man sogar des sich durchspannenden Fadennetzes ansichtig zu werden vermag.

S. 87: . . . entsteht ein regelmäßig begrenzter, von Fäden durchsetzter Raum um den einzelnen Nucleolus, in unverkennbarer Wiederholung dessen, was Kern und Protoplasma zueinander zeigen.

S. 95. Die Kerne der Speicheldrüse, welche bei *Sarcophaga carnaria* im Rüssel liegt, sind bei hoher Vergrößerung von einer so scharfen Randlinie begrenzt, daß man sie eine wirkliche Membran nennen möchte. Aufmerksam betrachtet, zeigt sie aber daneben die Eigenschaft, daß sie keinen ganz gleichartigen Saum bildet, sondern fortlaufend hell und dunkel durchstrichelt wird. Danach darf man sich denken, daß der Saum . . . vor allem abermals von den großen verdichteten und etwas verbreiterten Endflächen der Netzbalken herrührt, was durch die erwähnten hellen und dunkeln Querstrichelchen ausgedrückt erscheint. . . . Einen ferneren Grund zur Annahme einer solchen äußerst fein durchbrochenen ‚Kernmembran' liefert auch die Wahrnehmung, daß sehr zarte Fäden, aus dem Kern austretend, durch den freien Raum sich mit dem Plasmanetz des Zellenleibes verbinden. . . .

S. 98. . . . im Eierstock von *Naucoris*. Das protoplasmatische Balkenwerk des Zellleibes erzeugt das Bild einer ‚Kernmembran' dadurch, daß es einen Hohlraum absteckt, in dem ein großer Kernkörper — Keimfleck — Platz nimmt, der sich wieder durch feine, den Raum durchziehende Strahlen mit dem Netz des Zellenleibes verbindet«.

»D'après VAN BENEDEN [76], plusieurs faits plaident en faveur de la notion d'une continuité organique entre les éléments du réticulum nucléoplasmatique et les fibrilles constitutives du protoplasma. L'auteur invoque, entre autres arguments, la structure du réseau nucléoplasmatique qui, avant son envahissement par la chromatine, comme après le retrait de cette substance, est très semblable, voire même identique à celle du protoplasma«. (Nach VAN BAMBEKE [116, S. 63.].)

Im Jahre 1884 kommt FROMMANN [79] auf seine Untersuchung von 1867 zurück. Er sagt:

»Von dem Bestehen eines Zusammenhanges zwischen den Formelementen des Kernes und denen jedes Zellkörpers hat sich FLEMMING nicht überzeugen können und ich will hier, mit Bezug auf die früher von mir gemachten Wahrnehmungen nur kurz darauf hinweisen, daß dieser Zusammenhang direkt oder indirekt zustande kommt. Direkt hängen Kerninneres und Zellsubstanz zusammen durch einzelne Fäden oder durch kleine Netzschichten, welche, Lücken der Kernhülle durchsetzend, aus dem Kern in die Zellsubstanz oder aus der letzteren in den Kern übertreten.

Man überzeugt sich leicht davon bei Untersuchung der Kerne aus den Epidermiszellen des Hühnchens, wo diese Lücken häufig und zum Teil weit sind und wo die durchtretenden Fäden sich mitunter auf beträchtliche Strecken in den Zellkörper hinein verfolgen lassen. Ich habe ferner im Mesenterium von *Salamandra m.* in einzelnen Fällen Fibrillen der Grundsubstanz durch Lücken der Membran in den Kern eintreten und in demselben enden sehen. . . . In Gewebsabschnitten, in welchen aus den geschwellten, zur Bildung kontinuierlicher Schichten körniger Substanz verschmolzenen Glianetzen sich fibrilläres Gewebe entwickelt hatte, ließ sich der Eintritt einzelner kurzer wie längerer und zum Teil sehr derber Fibrillen durch Lücken der Kernhülle in das Kerninnere deutlich wahrnehmen. In den Ganglienzellen der Retina läßt sich der durch die Lücken der Kernhülle vermittelte Zusammenhang zwischen den blassen, sehr engmaschigen und feinfädigen Netzen des Kerninnern mit den etwas weitmaschigeren des Zellkörpers ziemlich häufig nachweisen, seltener an den Kernen der Knorpelzellen; aber auch an den letzteren läßt er sich, ebenso wie der Übertritt vereinzelter Fäden aus dem Kerninnern in den Zellkörper, in unzweifelhafter Weise feststellen. . . .

Schon bei den ersten Untersuchungen über die Struktur des Kernes (1867) habe ich mich dahin ausgesprochen, daß die Verbindungsfäden zwischen Kern und Zellkörper gegen die Auffassung des Kernes als eines innerhalb der Zelle ganz in sich abgeschlossenen Körpers sprechen. .

S. 206. . . . Bezüglich der wechselnden Beschaffenheit des Kernstroma und der Kernmembran, des Zusammenhanges der letzteren mit dem Kernstroma und mit Plasmanetzen, des Durchtretens von Kernfäden durch Lücken der Membran und der dadurch vermittelten direkten Verbindung zwischen Teilen des Zellkörpers und solchen des Kerninnern fand ich ganz ähnliche Verhältnisse bei der Untersuchung von Pflanzenzellen« [62].

Ähnliche Beobachtungen wie Leydig scheint auch Carnoy [80] gemacht zu haben, man vergleiche z. B. Fig. 119 Carnoys mit der oben notierten Fig. 74 der Taf. VII in dem Werke Leydigs; aber seine Interpretation der Objekte weicht erheblich von derjenigen Leydigs ab:

S. 257. «. . . La membrane du noyau peut présenter les connexions organiques avec le cytoplasma aussi bien qu'avec le caryoplasma.

1) S'il est vrai, comme le dit très bien FLEMMING (Zellsubstanz usw., S. 170—172) qu'on n'a jamais pu saisir de connexion entre le protoplasma cellulaire et le noyau nucléinien, il n'en est pas de même en ce qui concerne les rapports de cet élément avec la membrane du noyau. Rappelons-nous le mode de formation de la membrane. D'après ce que nous en avons dit plus haut, il est évident que, à son origine, elle tient de tous côtés par des trabécules au protoplasme environnant. . . . La Fig. 119 montre les liaisons de la membrane du noyau . . . avec le cytoplasme. Ces connexions trabéculaires se voient surtout pendant l'action de l'acide chlorydrique. . . .

2) Les rapports du réticulum caryoplasmatique avec la membrane nucléaire sont beaucoup plus intimes. . . .

In seinem Werke Zelle und Gewebe tritt LEYDIG [82] abermals mit Bestimmtheit für die Existenz von Fädchen ein, welche von der Peripherie des Kernes aus radienartig durch den lichten Abschnitt in das umgebende Protoplasma verlaufen.

RABL [83] bemerkt, »daß sich in vielen Zellen in unmittelbarer Umgebung des Kernes ein mehr oder weniger ansehnlicher Hof findet, der von schwächer lichtbrechender, nicht genetzter Substanz erfüllt ist, oder in welchem sich bis an den Kern heran nur einzelne Netzzüge fortsetzen«. . . .

Nach GRIESBACH [93] steht die Lageveränderung des Kernes mit dem Formenwechsel des gesamten Zellleibes in Zusammenhang, »und zwar scheint sie bedingt zu werden durch Spannungsunterschiede feiner radiär angeordneter Stränge und Stützen, über deren Ursprung und Beschaffenheit ich nichts Näheres anzugeben wage«. . . .

»Ob die genannten Stützgebilde nur mit der Kernperipherie oder auch mit seinem Innern zusammenhängen . . . vermag ich nicht zu entscheiden. Es beruht aber nicht auf Täuschung, wenn ich den Kern der Leucocyten in einem besonderen Raume eingebettet liegen sehe und wenn ich in demselben die Stützfäden erblicke. . . . Ob dieser Abschnitt immer oder zeitweilig ein abgeschlossener, den Kern begrenzender Hohlraum ist und in diesem Fall außer den ihn radiär durchsetzenden Fäden weiter nichts enthält, weiß ich nicht anzugeben.

Es ist annehmbar, daß durch ungewöhnliche Einflüsse, welchen die Leucocyten ausgesetzt sind, die Kernstützen reißen und der Kern alsdann mit der Zwischensubstanz aus den Spongiosahohlräumen heraustritt, eine Erscheinung, welche bei nicht fixierten Zellen ... häufig wahrnehmbar ist.«

Auch Fr. Reinke hat [102, 107] in zwei Abhandlungen auf Poren in der Kernmembran und auf direkte Verbindungen zwischen den »Lanthanin«-Granulanetzen des Kernes und den feineren Granulanetzen des Zellprotoplasmas aufmerksam gemacht. Aber nach Waldeyer [105] möchte Reinke diese Mitteilungen nicht mehr aufrecht erhalten, so daß sie für uns dahinfallen. Das verbindende Glied zwischen jenen Strukturen soll nunmehr nach Reinke die Kernmembran sein in offenbarer Anlehnung an Carnoy (s. S. 105).

Da im vorliegenden Literaturverzeichnis absichtlich nur Publikationen aufgeführt sind, welche sich mit Verbindungen zwischen Kern und Protoplasma befassen, übergehen wir an dieser Stelle die Beobachtungen Reinkes über Spindelbildung usw. während der Mitose.

Über den Zusammenhang zwischen Kern und Plasma sagt

Pflücke [106]. ... »Das Kerngerüst der Nervenzelle stellt ein System feiner, überall gleich dicker Fädchen dar, welche vom Nucleolus radiär ausstrahlen und innerhalb des Kernes sich netzartig verzweigen. Die Endbälkchen dieses Netzes gehen unmittelbar in die Substanz der Kernmembran über. Die Gerüstfäden sind Träger des Chromatins, welches immer in körniger Form vorhanden ist.

Die Kernmembran besitzt knötchenartige Verdickungen von gleicher Beschaffenheit, wie diejenigen der Plasmafibrillen. Diese Knötchen bilden die Vereinigungspunkte der sowohl vom Plasma, als auch vom Kerngerüst ausgehenden Endfäserchen. ...

Auf Grund dieser Sätze nun möchte ich die Kernmembran der Nervenzellen bei Wirbellosen nicht als eine besondere gleichsam cuticulare Ausscheidung des Kernes ansehen, sondern sie auffassen als ein Verschmelzungsprodukt von Kern- und Plasmabestandteilen.« ...

Rawitz [108] bemerkt S. 560: »Verfolgt man das Filarnetz (der Zelle) in die Nähe des Kernes, so sieht man, in den einen Zellen deutlicher, in den andern weniger deutlich, daß die Fäden der Filarsubstanz sich in den Kern fortsetzen. ... Die Fäden treten an die Kernmembran heran, und zwar an jene punktartig erscheinenden Verdickungen, welche die dem Kerninnern zugewandten Ansatzstellen des Lininnetzes bezeichnen. An diesen Stellen tritt also das Mitom in direkte Verbindung mit der sog. achromatischen Substanz des Kernes. Ob es sich hier um eine bloße Aneinanderlagerung handelt oder um eine wirkliche Verschmelzung beider Fadenarten, das läßt sich, da diese

Verhältnisse sehr intrikater Natur sind und es großer Aufmerksamkeit bedarf, sie überhaupt zu erkennen, schwer entscheiden. . . .

S. 575. M. Heidenhain (Kern und Protoplasma, 1892) bringt den Kern als ein besonderes Organ der Zelle in Gegensatz zur Sphäre und gibt wohl nicht bloß seiner, sondern auch der meisten Histologen Ansicht einen Ausdruck in seinem Schema der Leucocyten. Er läßt in demselben die Fäden der Zellsubstanz um den Kern herumgehen, ohne sie mit demselben zu verbinden. Hier greift eine von mir beobachtete Tatsache ein, die ich als das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchungen über die ruhende Hodenzelle betrachte, ich meine den von mir beobachteten Zusammenhang des Cytomitoms mit dem Liningerüst des Kernes.

Meine Beobachtung steht nicht vereinzelt da. Reinke hat etwas ähnliches beschrieben. Er sagt S. 409: . . . »so scheinen mir . . . die Verhältnisse doch höchst wahrscheinlich so zu liegen, daß die Kernmembran enge Poren besitzt, durch die Verbindungsfäden des Kernplasmas mit dem Zellleibplasma hindurch gehen«. Von den »Poren« der Kernmembran sehe ich zunächst ab, da ich die Reinkeschen Untersuchungen nicht nachgemacht habe. Die von Reinke als nur »höchst wahrscheinlich« angenommene Verbindung der Kernsubstanz- und Zellplasmafäden behaupte ich mit der Bestimmtheit, mit der man, sich stützend auf eingehende und sorgfältige Untersuchungen, überhaupt etwas behaupten kann. Soviel ich weiß, ist bisher nur bei der Zellteilung eine direkte Verbindung des Cytomitoms mit dem Linin angenommen worden, während Beobachtungen darüber, daß ein solches Verhalten auch während der Ruhe vorhanden ist, nicht vorliegen (!). Ob auch an andern Zellen ein Zusammenhang des Cytomitoms mit dem Linin statt hat, vermag ich zurzeit nicht auszusagen. Würde sich ein solcher an den somatischen Zellen des erwachsenen Tierkörpers nachweisen lassen, dann dürften wir genötigt sein, unsere Auffassung von der Stellung des Kernes im Leben der Zelle bedeutend zu modifizieren. Dann würde der Kern keineswegs die Selbständigkeit besitzen, die ihm von M. Heidenhain zugeschrieben wird, er würde dann nicht mehr, wie gegenwärtig, gewissermaßen als ein Staat im Staate betrachtet werden können«. . . .

Nach Boveri [114] können Kernsaft und Kernmembran nicht als specifische Kernbestandteile bezeichnet werden; »der Kernsaft ist nichts anderes als Zellsaft, die Kernmembran nach allgemeiner Ansicht eine dichtere Rindenschicht des Protoplasmas; und auch das sog. Liningerüst, das übrigens sicher nicht allen Kernen zukommt, scheint sich von gewissen fädigen Bestandteilen des Protoplasmas in keiner Weise zu unterscheiden«. . . .

van Bambeke [116] schließt sein Referat mit folgenden Thesen:

1) »Que les rapports morphologiques entre le corps cellulaire et le noyau sont plus intimes, qu'on ne l'a cru jusqu'alors. . . .

3) Qu'à part certaines différences, il existe entre les diverses parties constituantes de la cellule une grande analogie de structure.« . . .

Stauffacher [127] beobachtet, daß sich Stränge aus den farblosen Zwischenräumen des Kernes in das Cytoplasma fortsetzen. »Ganz deutlich sieht man sie . . . durch den völlig farblosen Hof, welcher den Kern meist umgibt, hindurchgehen und sich außerhalb desselben verzweigen. Diese fädigen Elemente verjüngen sich merkbar gegen außen . . . entspringen also im Kern, nicht im Zellplasma, und ihr Inhalt verhält sich färbenden Agenzien gegenüber genau wie die farblosen Bahnen des intranucleären Achromatins, dessen Fortsetzung jene ,Brücken' ja sind.

Die Überzeugung, daß wirklich Fäden aus dem Kerninnern austreten, kann man natürlich nur da gewinnen, wo ein derartiges Element auf sehr dünnem Schnitt direkt getroffen, d. h. längs geschnitten wird, während in zahlreichen Fällen diese Gelegenheit nicht eintritt. Man sieht dann höchstens, daß Fäden aus dem Cytoplasma durch den ,Hof' hindurch dem Kerne zustreben, mit der Oberfläche desselben sogar zu verschmelzen scheinen, ohne daß man es wagen könnte, den weiteren Verlauf anzugeben. . . . Es wurden daher auch nur diejenigen Fälle in Betracht gezogen, wo die ,Brücken' eine Strecke weit ins Kerninnere verfolgt werden konnten, also ohne Unterbruch in die farblosen Bahnen des Nucleus übergingen.

Ich könnte, gestützt auf das bis jetzt untersuchte Material, nicht behaupten, daß der Austritt solcher Fäden an bestimmte Stellen (»Pole«) des Kernes geknüpft wäre, im Gegenteil: An besonders guten Präparaten sehe ich dieselben (auf dem Flächenbild) ringsum am Kerne auftreten, wobei natürlich die einen Fäden mehr, die andern weniger getroffen werden, so daß ihre Dicke etwas variiert. Wenn es Forscher gibt, welche behaupten, daß die Oberfläche des Kernes durchaus glatt sei, so muß ich nunmehr des entschiedensten betonen, daß dies jedenfalls nicht immer und nicht überall der Fall ist (wobei die Kerne, welche etwa Formveränderung zeigen, gar nicht in Betracht gezogen werden), trifft der Schnitt keine ,Brücken', so ist der Kontur allerdings glatt; derselbe Kern kann aber auf einem andern Schnitte ganz andere Verhältnisse zeigen.

Da ich mich bis jetzt in keinem einzigen Falle von der Existenz einer Kernmembran habe überzeugen können, so müssen die Austrittstellen der Fäden auch nicht durchaus Löchern entsprechen; diese Elemente lösen sich einfach irgendwo aus dem allgemeinen Fadenknäuel los und streben Verbindung mit dem Zellleibe an. — In mehr oder weniger großer Distanz vom Nucleus beginnen sich nun die genannten Stränge zu gabeln, eventuell auch reicher zu verzweigen. Der Punkt, wo die Verzweigung beginnt, fällt immer ganz besonders auf, und ich war, bevor ich die Verhältnisse genauer kannte, geneigt, dort ein Centrosom anzunehmen. . . .

Die Stränge, welche in den verschiedenen Figuren der Taf. XXV den ‚Hof' durchlaufend angedeutet sind, liegen durchaus in gleicher Höhe mit dem Kern, verschwinden mit ihm und tauchen in aller Schärfe mit demselben wieder auf; sie können also unmöglich fädige Elemente repräsentieren, welche über oder unter dem Nucleus durchgehen. Sie sind ferner nicht nur in Präparaten von erwachsenen Tieren, sondern auch auf Schnitten durch Embryonen konstatiert und finden sich ebensowohl in Zellen des Mantels, wie in denjenigen der Ganglien, den Elementen der Nährfächer, den Muskel- und unbefruchteten Eizellen. . . .

Fig. 13 endlich zeigt einen Kern im ersten Stadium der Teilung. Auch hier sind die Verbindungsstränge zwischen dem Kernknäuel und dem Cytoplasma (die ‚Brücken') sehr deutlich zu erkennen.« . . .

Frauenfeld (Schweiz), im Oktober 1909.

Literaturverzeichnis.

1. 1846. E. Harless, Briefliche Mitteilung über die Ganglienkugeln der Lobi electrici von Torpedo Galvanii. Müllers Archiv 1846.
2. 1847. C. F. Axmann, De gangliorum systematis structura penitiori eiusque functionibus. Berolini 1847.
3. 1849. N. Lieberkühn, De structura gangliorum penitiori. Berolini 1849.
4. 1853. C. F. Axmann, Beiträge zur mikrosk. Anatomie d. Gangliennervensystems.
5. 1856. B. Stilling, Über den Bau der Nervenprimitivfaser usw. Frankf. a/M.
6. 1857. G. Wagener, Über den Zusammenhang des Kernes und Kernkörpers der Ganglienzelle mit dem Nervenfaden. Diese Zeitschr. Bd. VIII.
7. 1861. V. Hensen, Untersuchung zur Physiologie d. Blutkörperchen sowie über die Zellennatur derselben. Diese Zeitschr. Bd. XI.
8. 1861. M. P. Owsjannikow, Recherches sur la structure intime du système nerveux des crustacès et principalement du Homard. Annales des sciences nat. de St. Pétersbourg. 4 Série. Zoologie. T. XV.

9. 1861. Max Schultze, Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Reichert und Du Bois Reymond Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg. 1861.

10. 1863. J. Arnold, Zur Histologie der Lunge. Virchows Arch. Bd. XXVIII.

11. 1863. Ludwig Mauthner, Beiträge zur näheren Kenntnis der morphol. Elemente des Nervensystems. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XXI. II. Abt.

12. 1864. L. S. Beale, On the structure and formation of the so-called Apolar, Unipolar and Bipolar Nerve-cells of the Frog. Philos. Transact. Vol. CLIII. Part. II.

13. 1864. V. Hensen, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchows Archiv. Bd. XXXI.

14. 1864. C. Frommann, Über die Färbung der Binde- und Nervensubstanz des Rückenmarkes durch Argentum nitricum und die Struktur der Nervenzellen. Virchow, Arch. f. path. Anat. Bd. XXXI.

15. 1865. — Zur Struktur der Ganglienzellen der Vorderhörner. Virchow, Arch. f. path. Anat. Bd. XXXII.

16. 1865. J. Arnold, Über die feineren histol. Verhältnisse d. Ganglienzellen in dem Sympathicus d. Frosches. Virchow, Arch. f. path. Anat. Bd. XXXII.

17. 1865. C. Frommann, Zur Struktur der Ganglienzellen d. Vorderhörner. Virchow, Arch. f. path. Anat. Bd. XXXIII.

18. 1865. — Publikation in Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 6.

19. 1865. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark d. Menschen und der Säugetiere. Braunschweig, 1865.

20. 1866. J. Sander, Die Spiralfasern im Sympathicus des Frosches. Reichert u. Du Bois Reymond Arch. Jahrg. 1866.

21. 1866. F. Bidder, Zur näheren Kenntnis d. Froschherzens u. seiner Nerven. Reichert u. Du Bois-Reymond Arch. Jahrg. 1866.

22. 1866. L. G. Courvoisier, Beobachtungen über den sympathischen Grenzstrang. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. II.

23. 1866. A. A. G. Guy, Die Ganglienzellen des Sympathicus b. Kaninchen. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. Nr. 56.

24. 1866. J. Kollmann u. C. Arnstein, Die Ganglienzellen des Sympathicus. Zeitschr. f. Biologie. Bd. II.

25. 1867. F. Bidder, Weitere Untersuchungen über die Nerven d. Glandula submaxillaris des Hundes. Reichert u. Du Bois-Reymond Archiv. Jahrg. 1867.

26. 1867. Fr. Jolly, Über die Ganglienzellen d. Rückenmarkes. Diese Zeitschr. Bd. XVII.

27. 1867. C. Frommann, Untersuchungen über normale u. patholog. Anatomie d. Rückenmarkes. II. Teil. Jena, Fr. Frommann.

28. 1867. Ransom, Observations on the ovum of osseous fishes. Philos. Trans. R. Soc. London. V.

29. 1868. G. Schwalbe, Über den Bau der Spinalganglien nebst Bemerkungen über die sympath. Ganglienzellen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. IV.

30. 1868. V. Hensen, Über die Nerven im Schwanz der Froschlarven. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. IV.

31. 1868. L. G. Courvoisier. Über die Zellen der Spinalganglien, sowie d. Sympathicus beim Frosch. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. IV.

32. 1868. R. Arndt. Studien über die Architektonik der Großhirnrinde des Menschen. II. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. IV.

33. 1869. H. Lipmann, Über die Endigung der Nerven im eigentlichen Gewebe u. im hinteren Epithel d. Hornhaut des Frosches. Virchow, Arch. f. path. Anat. Bd. XLVIII.

34. 1870. N. Lieberkühn. Über Bewegungserscheinungen der Zellen.

35. 1872. M. Lavdowsky. Das Saugadersystem u. die Nerven der Cornea. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VIII.

36. 1872. C. Heitzmann, Studien am Knochen u. Knorpel. Wiener mediz. Jahrbücher. 1872.

37. 1872. Solbrig. Über die feinere Struktur d. Nervenelemente bei den Gasteropoden. Leipzig. 1872.

38. 1873. C. Heitzmann, Über die Rück- u. Neubildung von Blutgefäßen im Knochen u. Knorpel. Wiener med. Jahrb. 1873.

39. 1873. — Untersuchungen über das Protoplasma. Sitzgsber. d. math. nat. Klasse d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXVII, Abt. III u. Bd. LXVIII, Abt. III.

40. 1873. W. His. Untersuchungen über das Ei u. die Entwicklung bei Knochenfischen.

41. 1873. Th. Eimer. Zoolog. Studien auf Capri. Über Beroe ovatus. Leipzig. 1873.

42. 1875. A. Götte. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) usw. Leipzig. 1875.

43. 1875. C. Frommann, Zur Lehre von der Struktur der Zellen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX.

44. 1875. C. Kupffer. Über Differenzierung d. Protoplasma an d. Zellen tier. Gewebe. Schriften d. naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein. I. 3. Heft.

45. 1876. C. Frommann, Untersuchungen über die normale u. patholog. Anatomie d. Rückenmarkes. Jena. 1876.

46. 1876. G. Schwalbe. Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X.

47. 1876. R. Hertwig. Beiträge zu einer einheitl. Auffassung d. verschiedenen Kernformen. Morphol. Jahrb. Bd. II.

48. 1877. C. Heitzmann. The Cell-Doctrine in the Light of recent Investigastions. New York med. journ.

49. 1877. Th. Eimer. Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkernes nebst Bemerkungen über Wimperepithelien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIV.

50. 1877. G. Denissenko. Zur Frage über den Bau der Kleinhirnrinde bei versch. Klassen von Wirbeltieren. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIV.

51. 1877. S. Stricker. Beobachtungen über die Entstehung d. Zellkernes. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. mathem. nat. Kl. Bd. LXXV, Abt. 3, Heft 1—5.

52. 1878. Th. Eimer, Die Medusen. Tübingen. 1878.

53. 1878. O. Hertwig. Beiträge zur Kenntnis der Bildung u. Befruchtung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. IV.

54. 1878 u. 79. E. Klein, Observations of the cells and nuclei. Quart. journ. of microsc. science. Bd. XVIII u. XIX.

55 1879. J. Arnold, Über feinere Struktur der Zellen unter normalen u. path. Bedingungen. Virchows Archiv. Bd. LXXVII.

56. 1879. C. Heider, Die Gattung Lernanthropus. Arb. d. zool. Inst. Wien. 1879.

57. 1879. H. Schultze, Die fibrilläre Struktur d. Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI.

58. 1879. W. Schleicher, Ein Beitrag zur Lehre der Teilung von Gewebezellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI.

59. 1879. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI.

60. 1879. Peremeschko, Über die Teilung der tierischen Zellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI.

61. 1879. C. Frommann, Über die Struktur der Knorpelzellen v. Salamandra maculosa. Sitzgsber. d. Jen. Ges. f. Med. u. Nat. 24. Jan. 1879.

62. 1880. — Beobachtungen über Struktur u. Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen. Jena. 1880.

63. 1880. E. A. Schäfer, On the Structure of the Immature Ovarian Ovum in the common Fowl and in the Rabbit etc. Proceedings of the Royal society of London. Vol. XXX.

64. 1880. E. Strasburger, Zellbildung u. Zellteilung. III. Aufl. Jena, G. Fischer.

65. 1880. W. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. 1880.

66. 1881. G. Retzius, Zur Kenntnis vom Bau des Zellkernes. Biol. Unters. Stockholm u. Leipzig. 1881.

67. 1881. E. G. Balbiani, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anzeiger. Nr. 99—100.

68. 1881. F. Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV.

69. 1881. P. A. Loos, Über die Eiweißdrüsen im Eileiter der Amphibien u. Vögel. Diss. Leipzig.

70. 1881. J. Gaule, Die Beziehungen der Cytozoen zu den Zellkernen. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abt.

71. 1881. — Kerne, Nebenkerne u. Cytozoen. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 31.

72. 1882. Fr. Vejdovský, Untersuchungen über d. Anat., Physiol. u. Entwicklg. von Sternaspis. Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XLIII.

73. 1882. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern u. Zellteilung. Leipzig.

74. 1882. W. Pfitzner, Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierung des Zellkernes. Morphol. Jahrb. Bd. VII.

75. 1883. Fr. Leydig, Untersuchungen zur Anatomie u. Histologie der Tiere. Bonn. 1883.

76. 1883. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie. T. IV.

77. 1883. Ch. van Bambeke. Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. Archives de Biologie. Bd. IV.

78. 1883. A. Brass. Biologische Studien. Die Organisation der tier. Zelle. Halle. 1883.

79. 1884. C. Frommann. Untersuchungen über d. Struktur, Lebenserscheinungen u. Reaktionen tier. u. pflanzl. Zellen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVII.

80. 1884. J. B. Carnoy. La Biologie cellulaire. Lierre et Louvain. 1884. Fasc. I.

81. 1884. H. Ayers. On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. of Nat. history. Vol. III.

82. 1885. Fr. Leydig, Zelle u. Gewebe. Bonn.

83. 1885. C. Rabl, Über Zellteilung. Morphol. Jahrb. Bd. X.

84. 1886. W. Pfitzner. Zur morphol. Bedeutung des Zellkernes. Morphol. Jahrb. 1886. Bd. XI.

85. 1887. K. Drost. Über das Nervensystem u. die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule L.) nebst einigen Mitteilungen über den histol. Bau ihres Mantels u. ihrer Siphonen. Morphol. Jahrb. Bd. XII.

86. 1887. W. Flemming. Neue Beiträge z. Kenntnis der Zellteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIX.

87. 1887. H. Henking. Untersuchung über die Entwicklung d. Phalangiden. I. Diese Zeitschr. Bd. XLV.

88. 1887. Eisig, Die Capitelliden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 16. Monographie. Berlin.

89. 1888. E. Zacharias. Über Strasburgers Schrift »Kern- u. Zellteilung im Pflanzenreich«. Bot. Zeitg. 1888.

90. 1888. Fr. Leydig. Beiträge z. Kenntnis d. tier. Eies im unbefr. Zustande. Zool. Jahrb. Bd. III. Abt. f. A. u. O.

91. 1888. Th. Eimer. Entstehung der Arten. Jena. 1888.

92. 1889. Fr. Leydig, Über Argulus foliaceus. Arch. f. mikrosk. Anat. 1889.

93. 1891. H. Griesbach. Beiträge zur Histologie d. Blutes. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.

94. 1891. E. Wawrzik. Über das Stützgewebe des Nervensystems. Zool. Beitr. herausgeg. v. Schneider. Bd. III.

95. 1891. M. Wolters. Die Conjugation u. Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.

96. 1891. M. Heidenhain. Über Kern u. Protoplasma. (Sonderabdr. Würzburg. 1891.)

97. 1891. L. Auerbach. Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimfleckensubstanzen usw. Sitzgsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.

98. 1891. E. Overton. Beitrag z. Kenntnis d. Entwicklg. u. Vereinigung d. Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Aus: Festschrift z. Feier d. 50jähr. Dr.-Jubiläums d. Herren Prof. Dr. K. W. v. Nägeli u. Geh. Rat Prof. Dr. A. v. Kölliker.

99. 1891. E. Korschelt. Beiträge zur Morphologie u. Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Abt. A. u. O. Bd. IV.

100. 1892. G. Mann, The embryo-sac of Myosurus minimus L. Transact. and Proceed. of the Botan. Soc. of Edinburgh. Vol. XXIX. 1892.

101. 1893. O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe. Jena, G. Fischer.

102. 1894. Fr. Reinke, Zellstudien. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIII.

103. 1894. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper u. ihre Beziehungen zum Kern- u. Zellenprotoplasma. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIII.

104. 1895. Th. Boveri, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies usw. Verhandlg. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. Bd. XXIX (N. F.), Nr. 1.

105. 1895. W. Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau u. das Wesen der Zelle. Deutsche mediz. Wochenschr. Jahrg. 21.

106. 1895. M. Pflücke, Zur Kenntnis d. feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Diese Zeitschr. Bd. LX.

107. 1895. Fr. Reinke, Zellstudien, II. Teil. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV.

108. 1895. B. Rawitz, Centrosoma u. Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV.

109. 1895. E. B. Wilson, Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journal of Morph. Vol. XI.

110. 1895. Ives Delage, La structure du protoplasma etc. Paris, C. Reinwald & Co.

111. 1895. F. Meves, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV.

112. 1895. M. von Lenhossék, Centrosom u. Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Sitzgsber. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. Jahrg. 1895.

113. 1895. E. Korschelt, Über Kernteilung, Eireifung u. Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Diese Zeitschr. Bd. LX.

114. 1895. Th. Boveri, Über das Verhalten der Centrosomen bei d. Befruchtung d. Seeigeleies. Verhandlg. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. XXIX.

115. 1895. J. Br. Farmer, Über Kernteilung in Lilium-Antheren besonders in bezug auf die Centrosomenfrage. Flora. Bd. LXXX.

116. 1895/96. van Bambeke, De l'emploi du terme Protoplasma. Bull. de la soc. belge de microscopie, Jahrg. 22.

117. 1896. M. Floderus, Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. LXI.

118. 1896. Th. Boveri, Zur Physiologie der Kern- u. Zellteilung. Sitzgsber. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg. Jahrg. 1896.

119. 1896. A. Zimmermann, Die Morphologie u. Physiologie d. pflanzl. Zellkernes. Jena, G. Fischer.

120. 1897. E. Strasburger, Das botanische Praktikum. Jena, G. Fischer.

121. 1898. Rohde, Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. Bd. LXIV.

122. 1898. Th. H. Montgomery, Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journal of morphol. Vol. XV.

123. 1899. V. Häcker, Praxis u. Theorie der Zellen- u. Befruchtungslehre. Jena, G. Fischer.

124. 1899. P. Obst, Unters. über das Verhalten d. Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken u. Arachnoiden. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. Heft 12.

125. 1900/01. Albrecht, Ergebn. d. allgem. Pathol.

126. 1901. Th. Boveri, Zellenstudien. Jena, G. Fischer.

127. 1903. H. Stauffacher, Einiges über Zell- u. Kernstrukturen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

128. 1907. M. Heidenhain, Plasma u. Zelle. Jena, G. Fischer.

129. 1907. V. Patella, La Genesi endoteliale dei Leucociti mononucleati del sangue. Siena.

130. 1908. B. Hatschek, Beantwortung der theoret. Einwände Plates gegen meine Vererbungstheorie. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. Nr. 9.

131. 1908. W. Marquette, Über die Organisation der Sporenmutterzellen von Marsilia quadrifolia. Transact. of the Wisconsin Acad. of Sciences Arts and Letters.

132. 1908. Bonnevie, Archiv f. Zellforschung. Bd. I.

Nachtrag.

133. F. Rosen, I. Über tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile u. der Sexualkerne. Cohns Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. Bd. V.

134. — II. Kerne u. Kernkörperchen in meristematischen u. sporogonen Geweben. Ib. Bd. VII.

135. F. Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies usw. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i/Br. 1886.

136. M. Lavdowsky, Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes. Virchows Archiv. Bd. XCVI. 1884.

137. Krause, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIX. 1897.

138. R. W. Hoffmann, Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

n, Nucleus; *nn*, Nucleolus.

Tafel I.

Fig. 1—18. Kerne aus embryonalen Leberzellen des Menschen bei etwa 1200f. Vergr. Formaldehyd. Boraxkarmin. Fig. 14. Die in Fig. 13 sichtbare Kernbrücke stärker vergrößert.

Fig. 19. Mikrophotographie einiger embryon. Leberzellen des Menschen.

Fig. 20. Kern einer Epidermiszelle von Polypodium vulgare. Zwei deutliche Kernbrücken und deutl. Nucleolus. Abs. Alkoh. Alaunkarmin.

Fig. 21. Kern einer Spaltöffnungszelle von Polypodium vulgare. Zwei deutliche Kernbrücken. Abs. Alkoh. Alaunkarmin.

Fig. 22. Spaltöffnungszelle von Polypodium vulgare. Vier deutliche Kernbrücken. 1%ige Chromsäure. Eisenhämatoxylin.

Fig. 23. Spaltöffnungszelle von Polypodium vulgare. Drei deutliche Kernbrücken mit sehr schönen Endpunkten. Flemmings starkes Gem. Eisenhämatoxylin.

Fig. 24. Kern einer Epidermiszelle von Polypodium vulgare. Zwei deutliche Kernbrücken. 1%ige Chromsäure. Eisenhämatoxylin.

Fig. 25. Spaltöffnungszelle von Polypodium vulgare. Zwei deutliche Kernbrücken. Waben des Protoplasmas gut sichtbar. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Fig. 26. Haar von der Blattunterseite von Polypodium vulgare. Fertig gezeichnet ist nur der Kern an der Basis des Haarzweiges. Drei deutliche Kernbrücken. Flemmings starkes Gem. Eisenhämatoxylin.

Fig. 27. Epidermiszelle von Polypodium vulgare. Die Waben des Cytoplasmas sind nur an zwei Orten angedeutet. Sublimat. Eisenhämatoxylin

Fig. 28. Spaltöffnungszelle von Aconitum spec. Drei Kernbrücken sichtbar. Abs. Alkohol. Eisenhämatoxylin.

Fig. 29. Spaltöffnungszelle von Aconitum spec.. Nur ein Kern ist fertig gezeichnet; beim andern ist nur eine Kernbrücke angedeutet. Flemmings stark. Gem. Eisenhämatoxylin.

Fig. 30. Kerne von Spaltöffnungszellen von Ophrys muscifera. Nur ein Kern ist fertig gezeichnet; am zweiten Kern wurde nur eine Kernbrücke und der Nucleolus angedeutet. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Fig. 31. Kern einer Epidermiszelle von Ophrys muscifera, amitotisch geteilt. Man sieht zwei Kernbrücken und einen Kernkörperchenfortsatz, der genau einer Kernbrücke entspricht. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Fig. 32. Kern einer Epidermiszelle von Funkia ovata. Zwei Nucleoli und fünf Kernkörperfortsätze, wovon drei deutlich sichtbar. Absol. Alk. Eisenhämatoxylin.

Fig. 33. Kern einer Epidermiszelle von Funkia ovata mit Nucleolus und drei Kernbrücken, von denen die zwei in der Figur oberen um eine Spur tiefer liegen als die dritte links unten, an die sich deutlich das Cytoplasmanetz anschließt. Abs. Alk. Eisenhämatoxylin.

Fig. 82 Taf. II. Mikrophotographie der Fig. 33. Sehr deutlich sieht man hier, ganz besonders wenn die Photographie aus einiger Entfernung betrachtet wird, die doppelt konturierte Struktur (Kernbrücke) auf der linken Seite des Kernes. Sie tritt zwischen zwei Chromatinkörnchen hervor und gabelt sich außen, wo das Cytoplasmanetz sich anschließt.

Fig. 34. Kern einer Spaltöffnungszelle von Funkia ovata mit zwei deutlichen Kernbrücken und deutlichem Anschluß an das Cytoplasma. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 35. Schließzelle von Lilium Martagon. Im Kern wurde die Färbung des Präparates nachgeahmt. Zwei Kernbrücken. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 36. Kern aus dem Stempel von Lilium Martagon. Im Bild suchte ich die Färbung des Präparates zu treffen. Zwei deutliche Kernbrücken; deutliches Cytoplasmanetz. Abs. Alk. Boraxkarmin.

In beiden Fällen (Fig. 35 und 36) ist die Grundmasse des Kernes durch den Farbstoff sehr deutlich gefärbt worden.

Fig. 37. Kern einer Epidermiszelle von Tradescantia virginica. Drei deutliche Kernbrücken. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 38. Spaltöffnungszellen aus dem Blatt von Tradescantia virginica. Ein Kern zeigt deutlich das Konfluieren des Chromatins. 1%ige Chromsäure. Eisenhämatoxylin.

Fig. 39 u. 40. Zwei Kerne von Spaltöffnungszellen aus demselben Präparat, dem Fig. 38 entstammt. Die Verklumpungserscheinungen am Chromatin sind auffallend stark.

Fig. 41. Kern einer Epidermiszelle von Iris spec. Nucleolus und eine sehr deutliche Kernbrücke. Flemmings starkes Gem. Eisenhämatoxylin.

Fig. 42. Kern einer Spaltöffnungszelle aus dem Blatte von Sambucus nigra. Zwei deutliche Kernbrücken. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Fig. 43. Spaltöffnungszelle aus dem Blatte von Paris quadrifolia. Eine Kernbrücke sehr deutlich. Verbindungsfäden zwischen den Chromatinkügelchen auffallend dick. Abs. Alk. Alaunkarmin.

Fig. 44. Zwei Kerne aus dem Embryosack von Lilium Martagon. Der obere Kern zeigt drei deutliche Kernbrücken. Zwei Kerne sind nur angedeutet. Abs. Alk. Eisenhämatoxylin.

Tafel II.

Fig. 45. Spaltöffnungszelle aus d. Blatt von Lilium Martagon Eine Kernbrücke deutlich. Carnoy. Eisenhämatoxylin.

Fig. 46. Schnitt durch eine Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Kern in Teilung. Zwei Kernbrücken sichtbar. Flemmings starkes Gemisch. Eisenhämatoxylin.

Fig. 47. Schnitt durch eine Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Kern in Teilung. Mehrere Kernbrücken sind vorhanden. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 48. Zwei Stücke von Chromosomen aus einer in Teilung befindlichen Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Das Ende jedes Chromosomens mit je einer Kernbrücke. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 49. Schnitt durch eine Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Kern im ersten Stadium der Teilung. Mehrere Kernbrücken sichtbar. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 50. Schnitt durch eine Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Kern im Teilungsstadium. Zwei sehr deutliche innere Kernbrücken. Carnoy. Färbung nach Ehrlich-Biondi.

Fig. 51. Wie in Fig. 50. Die Chromosomen mit doppelten Reihen von Chromiolen. Mehrere Kernbrücken sind sichtbar. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 52. Wie Fig. 50 u. 51. Carnoy. Alaunkarmin.

Fig. 53. Kern aus einer Epidermiszelle des Blattes von Amaryllis spec. Zwei deutliche Kernbrücken. Flemmings starkes Gemisch. Eisenhämatoxylin.

Fig. 54. Zelle aus der Wand einer Pollenkammer von Lilium Martagon. Schnitt (3 μ) mit sieben Nucleoli; vier davon zeigen im Innern Basichromatin. Eine sehr deutliche Kernbrücke. Carnoy. Färbung nach Ehrlich-Biondi.

Fig. 55. Schnitt durch eine Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Chromosomen mit zweireihig angeordneten Chromiolen. Vier sehr deutliche Kernbrücken. Absol. Alk. Alaunkarmin.

Fig. 56. Wie Fig. 55. Eine deutliche Kernbrücke.

Fig. 57. Kern (teilweise gezeichnet) einer Epidermiszelle des Blattes von Iris spec. Kernkörperchen und zwei Kernbrücken. Flemmings starkes Gemisch. Eisenhämatoxylin.

Fig. 58. Wandzelle aus einer Pollenkammer von Lilium Martagon. Von

den zwei Kernen der Zelle ist nur der eine gezeichnet worden. Zwei Kernbrücken sind sehr gut sichtbar. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 59. Zelle aus den Nährfächern von *Cyclas cornea* Lam. Nucleolar- und Kernfortsätze. Zwei Kernkörperchen mit basichromatischen Elementen. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 60. Schnitt durch ein Pollenkorn von Fritillaria imperialis. Auf dem Schnitt sind beide Kerne sichtbar: Im vegetativen Kern überwiegt das Basichromatin, im generativen das Oxychromatin. Beide Nucleolen enthalten basichromatische Elemente. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 61. Schnitt durch ein Pollenkorn von Scilla sibirica. Beide Kerne sind sichtbar: Im vegetativen Kern überwiegt das Basichromatin, im generativen das Oxychromatin. Vegetativer Kern im Querschnitt. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 62. Teilungsstadium einer Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 63*a*—*k*. Nucleoli aus Wandzellen der Pollenkammern von Uvularia grandiflora. — Die oxychromatischen Kernkörperchenfortsätze sind z. T. mit Basichromatin bedeckt. Jeder Nucleolus enthält Basichromatin. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 64. Zwei Nucleoli aus den Epidermiszellen von Iris spec. Flemming. Eisenhämatoxylin.

Fig. 65*a*. Nucleolus aus einer in Teilung befindlichen Pollenmutterzelle von Lilium Martagon. *b* u. *c*, Nucleoli aus Wandzellen der Pollenkammern von Lilium Martagon mit Basichromatin. Absol. Alk. Ehrlich-Biondi.

Fig. 66. Embryosack (mutter-)zelle von Lilium Martagon. Nucleolus mit oxychromat. Fortsätzen und basichromat. Körnchen. Kern mit mehreren Kernbrücken. Carnoy. Ehrlich-Biondi.

Fig. 67. Vegetativer Kern aus einem Pollenkorn von Fritillaria imperialis. Drei Nucleolarfortsätze und zwei äußere Kernbrücken. Im Nucleolus sieht man zahlreiche basichromatische Körnchen. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 68. Der Nucleolus der Fig. 67 stärker vergrößert mit Basichromatin.

Fig. 69. Vegetativer Kern aus einem Pollenkorn von Scilla sibirica. Längsschnitt. Der generative Kern ist nur durch eine rote Linie angedeutet. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 70. Zelle aus den Nährfächern von *Cyclas cornea* Lam. Kern in Teilung. Die beiden Centrosomen sind grün gefärbt. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 71. Zelle aus den Nährfächern von *Cyclas cornea* Lam. Kern in Teilung. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 71*a*. Ist die Fig. 71 bei 1500facher Vergrößerung.

Fig. 72. Durch die erste Teilung einer Pollenmutterzelle entstandene Zelle von Uvularia grandiflora. Innere und äußere Kernbrücken. Nucleolus mit basichromatischen Körnchen. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 73. Nucleolus aus einer Pollenmutterzelle von Uvularia grandiflora. Das Basichromatin ist nicht so rein grün wie in Fig. 72, sondern weist eine eigentümliche Mischfarbe auf. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 74. Nucleolus aus einer Pollenmutterzelle von Uvularia grandiflora. Der ganze Nucleolus zeigt eine Mischfarbe. Absol. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 75. Pollenmutterzelle von Lilium Martagon in Teilung. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 76. Zelle aus den Nährfächern von *Cyclas cornea* Lam. Kern in Teilung. CARNOY. EHRLICH-BIONDI.

Fig. 77. Pollenmutterzelle von Lilium Martagon in Teilung. CARNOY. EHRLICH-BIONDI.

Fig. 78. Schnitt durch ein Pollenkorn von Lilium Martagon. Der sichelförmige Kern mit vorherrschender Rotfärbung ist der generative Kern. Er liegt der Intima dicht an. Der andere, im Innern der Zelle gelegene, vorherrschend grün gefärbte Kern ist der vegetative Kern. CARNOY. EHRLICH-BIONDI.

Fig. 79. Schnitt durch ein Pollenkorn von Lilium croceum. Der »rote« Kern ist wahrscheinlich auch hier der generative. Das Basichromatin des vegetativen Kernes ist blaugrün gefärbt. Beide Nucleolen enthalten reichlich basichromatische Körnchen, besonders deutlich sind dieselben im vegetativen Kern. Der Nucleolus des letzteren zeigt ferner sehr deutliche innere Kernbrücken. Die Umgebung des »grünen« Kernes färbt sich intensiv rot.

Fig. 80. Zelle aus den Kiemen von *Cyclas cornea* Lam. in Teilung. Die ursprünglich quer verlaufenden Wandungen sind sehr schief gezogen. Sublimat. Eisenhämatoxylin.

Fig. 81. Kern einer vegetativen Zelle aus dem Schnitt durch den Fruchtknoten von Lilium Martagon. Eine äußere Kernbrücke. Nucleolus fehlt. Oxychromatin sehr spärlich. CARNOY. EHRLICH-BIONDI.

Fig. 82. Mikrophotographie des Kernes der Fig. 33, Taf. I.

Bestehen direkte, mit unseren heutigen Hilfsmitteln darstellbare Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma?

Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der polymorphkernigen Leucocyten im strömenden Blut und im roten Knochenmark des Menschen.

Von

Dr. med. **W. Knoll**
(Frauenfeld, Schweiz).

Mit Tafel III.

Im Jahre 1905 wurde ich von meinem Freund Dr. STAUFFACHER auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht, die ihm beim Studium der feineren histologischen Verhältnisse an den verschiedensten Zellen von *Cyclas cornea* L. aufgefallen war, die er in der Folge auch bei andern Objekten stets vor Augen hatte und 1903 (38)[1] veröffentlichte. Es handelte sich dabei im wesentlichen um den Nachweis organisierter Verbindungen zwischen Teilen des Kernes und Teilen des Cytoplasmas an den Zellen der verschiedensten Systeme, mit andern Worten um die greifbare Darstellung der von vielen Forschern schon theoretisch geforderten, von andern in abweichender Form auch beschriebenen und abgebildeten direkten Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma mit allen morphologischen und histologischen Konsequenzen, eine Auffassung, die heute allerdings nicht herrscht, sondern von den gewichtigsten Größen auf histologischem Gebiet auf das entschiedenste bestritten wird.

Ich muß gestehen, daß mich die ersten Versuche, mir die geschilderten Verhältnisse sichtbar und damit diskutierbar zu machen, nicht allzusehr ermutigten. STAUFFACHER demonstrierte mir die ersten Strukturen an den Leberzellen eines mit Formalin fixierten, mit Boraxkarmin durchgefärbten menschlichen Embryos von etwa 21 Tagen.

---

[1] Die Zahlen bedeuten die Nummer des Literaturverzeichnisses.

Ich brauchte volle 6 Monate dazu, bis es mir gelang, ähnliche wesensgleiche Strukturen in meinen eignen Präparaten aufzufinden. Zu Anfang suchte ich mir die Verhältnisse an Pflanzenzellen (Polypodium vulgare, Amaryllis formosissima, Platantera bifolia u. a.) klar zu machen, da dort die Gebilde viel kräftiger entwickelt und darum leichter sichtbar sind. Später verwandte ich zu den Untersuchungen verschieden fixiertes und gefärbtes normales und pathologisches menschliches Material.

Dann allerdings konnte kein Zweifel mehr bestehen, denn die STAUFFACHERschen Strukturen begegneten mir immer häufiger und selbst dann, wenn meine Aufmerksamkeit von andern Gebilden in Anspruch genommen war.

Während einer mehr als 2¹/₂jährigen Periode, die ich fast ausschließlich dem Studium dieser Verhältnisse widmete, konnte ich mich zu oft von dem Vorhandensein der Verbindungen bei den verschiedensten Objekten überzeugen, als daß für mich fernerhin prinzipielle Bedenken gegen ihre Realität bestehen könnten.

Die Ursache dafür, daß heute die bezüglichen Befunde von gewissenhaften Forschern der 40er bis 60er Jahre des vorigen Jahrhunderts[1] nicht mehr gewürdigt werden, glaube ich vor allem darin suchen zu müssen, daß man in unsern Tagen allzusehr geneigt ist, die cytologischen Untersuchungen nur am gefärbten Dauerpräparate vorzunehmen und daß man sich daran gewöhnt hat, namentlich die gefärbten Teile des Kernes, das »Chromatin«, das heute eine führende Rolle spielt, in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, während die schwach oder gar nicht tingierten sog. achromatischen Teile des Kernes in ihrer Bedeutung nicht genügend gewürdigt zu werden pflegen. Umgekehrt waren denjenigen Forschern, die ähnliche Strukturen früher beschrieben, die heutigen besseren Konservierungs-, Färbe- und Schnittmethoden gar nicht oder nur unvollkommen zugänglich, so daß sie ihre am lebenden oder überlebenden Objekt erhobenen Befunde nicht in einer den heutigen Präparaten genügend vergleichbaren Form darstellen konnten. Die Untersuchung am lebenden Objekt, die der am konservierten Präparat grundsätzlich vorausgehen sollte, ist anerkannt schwieriger und zeitraubender und wird daher heute leider oft vernachlässigt, wenn auch besonders für unser Objekt von verschiedener Seite mit vollem Recht das Studium des Nativpräparates in allererster Linie gefordert wird, u. a. auch von NAEGELI (48). Ich bin deshalb bei vorliegenden Untersuchungen stets so vorgegangen, daß ich mir so viele

---

[1] Bezügl. allgemeine Literatur bei STAUFFACHER (54).

Einzelheiten der Struktur als irgend möglich am überlebenden Objekt veranschaulichte und die Befunde dann am gefärbten Präparat darzustellen und so gut als möglich zu präzisieren suchte.

Was die Morphologie der in Rede stehenden Strukturen anlangt, so zeigen sie sich im Dauerpräparat an ganzen Kernen dünner Membranen (Blattunterseite verschiedener Pflanzen) oder an den Leucocytenkernen des Blutausstrichs, ferner in dünnen Schnitten (höchstens 10 μ) in folgender Art. Man findet stets schon bei schwachen Vergrößerungen im Gesichtsfeld Kerne, deren Kontur keinen fortlaufenden Chromatinbesatz trägt, sondern hier und da helle, ungefärbte oder kaum in der Kernfarbe tingierte Lücken freiläßt, die zu beiden Seiten von Chromatinkörnern flankiert sind. Starke Vergrößerungen (Zeiss, homog. Imm. 1/12, Oc. 4) lassen deutlich erkennen, daß an diesen Stellen kaum gefärbte, schmale Stränge, die deutlich im Kern selbst beginnen, über den freien Rand des Kernes, flankiert von zweien der erwähnten Chromatinkörner, hinausziehen, um eine kürzere oder längere Strecke später, sicher im Cytoplasma in einem dort befindlichen, intensiv gefärbten Punkte zu endigen.

Der Wurzel des Fadens im Kern steht oft noch ein drittes Chromatinkorn gegenüber, so daß der Strang gleichsam im Chromatin zu wurzeln scheint. In andern Fällen jedoch sieht man deutlich den Übergang des schwach tingierten Fadens in eine ebenfalls nur leicht in der Kernfarbe gefärbte intranucleäre Bahn, die, beiderseits scharf begrenzt, mit andern gleich strukturierten und gefärbten Bahnen des Kernes vielfach anastomosiert. Begleitet werden diese »achromatischen« Bahnen jederseits von intensiv tingierten Chromatinkörnern, die in eine deutlich basisch gefärbte Grundsubstanz (Linin Heidenhains [50] Verf.) eingebettet liegen. Der austretende Kernfaden ist in seinem ganzen Verlaufe seitlich scharf begrenzt und vom Kern aus bis zum chromatischen Punkt im Cytoplasma kontinuierlich zu verfolgen. Besonders gut hebt er sich optisch von der Umgebung ab, wenn der Kern von dem bekannten, oft beschriebenen und gedeuteten hellen, stark lichtbrechenden Hof umgeben ist (siehe auch Literaturbesprechung). Die Basis des Fadens im Kern ist breiter als die im Cytoplasma endigende Spitze, das Ganze also von leicht konischer, sich nach dem Cytoplasma zu verjüngender Gestalt. Der Faden läuft meist gerade und radiär zum Kern, seltener schief bis tangential oder zur Seite gebogen. Sein Querschnitt ist anscheinend rund bis oval und seine Dicke an Ausdehnung wesentlich geringer als die Länge. Er verschwindet darum auch sehr rasch aus dem Gesichtsfeld. Verläuft der Faden schief in der Richtung vom Deckglas zum Objektträger oder umgekehrt, so sieht man zunächst nur den Endpunkt oder die Abgangsstelle, kann sich aber bei ganzen Kernen durch Verschieben des Tubus stets von der Kontinuität des Gebildes überzeugen. Wird die Ausgangsstelle vom Kern durch chromatische Teile überlagert, so sieht man den Faden nur bis zur Kerngrenze herantreten, so daß er anscheinend vom Chromatin des Kernes ausgeht. Es gelingt aber meist leicht, diesen optischen Irrtum richtig zu stellen. Die beiden den Faden bis zur Kernoberfläche begleitenden Chromatinkörner (Chromiolen Heidenhains) sind gegen den Faden zu deutlich abgeplattet, oft wie mit dem Messer abgeschnitten, wodurch **sie sich von benachbarten Körnern mit kreisrundem optischen** Querschnitt deutlich unterscheiden. Ebenso zeigen die den intranucleären achromatischen Bahnen anliegenden Chromiolen dieselbe Abplattung. Sind sie zu Chromatinklumpen verschmolzen, so entspricht im Kern einer Konvexität des einen Chromatinkonvoluts eine entsprechende Konkavität des gegenüberliegenden, während die achromatische Bahn als parallel begrenzte helle Straße hindurchzieht (darüber siehe auch S. 132 u. 133).

Ist das Cytomitom mitgefärbt, so erkennt man, daß von dem dunklen Endpunkt des Kernfadens im Zellleib direkt das Netzwerk des Cytoplasmas seinen Ausgang nimmt. Wobei ich mich nicht darüber aussprechen will, ob es der Ausdruck einer Faserstruktur im Sinne Flemming-Heidenhains oder eines Wabengefüges, Bütschli, ist. Sieht man bei manchen Zellen nur die ersten paar Maschen des optischen Netzes mit ihren tingierten Kreuzungspunkten«, die wir wohl mit den Autoren als Plasmosomen, Zellenmicrosomen (Heidenhain) bezeichnen dürfen, so zeigen andre, namentlich Epidermiszellen der Pflanzen, aber auch unser Objekt bei günstiger Fixierung und Färbung das ganze Cytomitom und damit im Zusammenhang die Kernfäden und die achromatischen intranucleären Bahnen, die ich um dieses Zusammenhanges willen im folgenden mit Caryomitom bezeichne, wiewohl ich weiß, daß dieser Ausdruck seinerzeit meines Wissens von Flemming für das Chromatingerüst des Kernes geschaffen wurde. Es würde demnach der austretende Kernfaden, die »Kernbrücke« Stauffachers, die direkte Verbindung zwischen dem achromatischen Caryomitom **und dem Cytomitom herstellen.**

Aber nicht nur morphologisch, auch färberisch besteht eine weitgehende Ähnlichkeit zwischen dem Cytomitom und dem Caryomitom, indem mit den angewandten Färbemitteln dieselbe Tinktion beider Strukturteile erreicht wurde, nämlich: schwachblau mit basischem Methylenblau, hellrosa mit Alaunkarmin, grau in verschiedenen Nuancen mit Eisenhämatoxylin. Endlich fand STAUFFACHER (53) das Cytomitom von Pflanzenzellen mit EHRLICH-BIONDIS Gemisch leuchtend rot wie das Oxychromatin, wie ich mich selbst an seinen Präparaten überzeugen konnte. Die Zellenmicrosomen an den Kreuzungspunkten dagegen zeigten stets die basische Tinktion wie das Chromatin des Kernes bei den einfachen Färbungen. Nach EHRLICH-BIONDI konnte ich sie ebenfalls grün in der Farbe des Basichromatins darstellen.

Für die vorliegende Arbeit habe ich die polymorphkernigen Leucocyten des Blutes und des roten Knochenmarkes vom Menschen vorgenommen und habe zunächst für dieses Objekt zu beweisen:

1) daß die beschriebenen Strukturen in dieser Form vorhanden und nachweisbar,

2) daß sie keine Kunstprodukte oder Täuschungen sind.

Das Untersuchungsmaterial stammt für die Untersuchungen des frischen Blutes von elf gesunden Versuchspersonen, wovon zwei männlichen, neun weiblichen Geschlechts waren. Alle wurden zu wiederholten Malen, bis 15mal, zur Untersuchung herangezogen.

Für die gefärbten Präparate wurden außer obengenannten elf gesunden Personen untersucht: Zwei Chlorosen, eine Graviditätsleucocytose, eine Pneumonie in verschiedenen Stadien, zwei Erysipele, ein florider und ein abschuppender Scharlach, eine beginnende Streptokokkensepsis mit enormen Leucocytenwerten, drei myeloide Leukämien, die mir von auswärts als Ausstriche zugesandt wurden, und schließlich die polymorphkernigen granulierten Knochenmarkzellen eines 10jährigen Kindes, dem wegen postpneumonischen Empyems zwei Rippen reseziert wurden. Ich verdanke es der Güte meines verehrten früheren Chefs, Herrn Med.-Rat KAPPELER (Konstanz)[1], daß es mir möglich war, an Ort und Stelle, unmittelbar anschließend an die Resektion, die Abstriche machen und teils frisch untersuchen, teils direkt fixieren zu können. Es war für mich von größtem Interesse, die Leucocyten in den verschiedenen Altersstufen zu studieren, um eventuelle prinzipielle oder graduelle Unterschiede, die in Frage stehende Materie betreffend, feststellen zu können.

---

[1] † im Mai 1909.

Es ist eine bekannte wissenschaftliche Forderung, daß irgend ein Befund in erster Linie am lebenden Objekt erhoben werden sollte, um einwandfrei zu sein, denn alle unsre Konservierungsmittel greifen mehr oder weniger roh in das feine Gebilde der lebenden Zelle ein und zerstören unter allen Umständen gerade das Wesentlichste, das Leben.

Da eine Untersuchung unter den im Leben bestehenden Bedingungen für unser Objekt technisch unmöglich ist, und die Befunde am Blute wechselwarmer Tiere einen genauen Vergleich nicht auszuhalten imstande sind (Naegeli [48], ca. Arnold), indem die feineren Strukturverhältnisse durchaus nicht immer identisch sind (vgl. dazu Hirschfeld [16], Arnold u. a.), so blieb mir nichts andres übrig, als die Untersuchung überlebender, unter den erforderlichen Kautelen entnommener Blutleucocyten (Naegeli [48]), und zwar kam dafür in Frage das Nativpräparat, das zum Aufhalten der Verdunstung sofort mit Paraffin umrandet wurde, und die feuchte Kammer[1].

Unschwer findet man in jedem Präparat noch lebende, sich vom Ort bewegende und damit ihre polygonale äußere Form mannigfaltig wechselnde Leucocyten vom neutrophilen und eosinophilen Typus. Bei genügender Abblendung sieht man nun an diesen weit ausgebreiteten Zellen einen meist homogenen, mattgrauen, schwach lichtbrechenden Körper, den Kern. An einigen Objekten glaubte ich einen granulären Aufbau wahrnehmen zu können, der an der Kernkontur am deutlichsten zutage trat. Diese runden Elemente des Kernes sind zufolge ihrer viel schwächeren Brechbarkeit mit absoluter Deutlichkeit von eventuell über dem Kern gelegenen und optisch auf ihn projizierten Zellgranulis (Ehrlich [18]) zu unterscheiden, so daß eine Verwechslung nicht statthaben kann. Diese Kernelemente schienen dann in einer oft nicht sicher differenzierbaren Grundsubstanz eingebettet zu sein. Die Lage des Kernes in der Zelle wechselt mit den Orts- und Formveränderungen des Ganzen. Meist liegt er einer Zellgrenze mit dem Rande genähert, also exzentrisch. Man sieht deutlich seine einzelnen Abschnitte, die durch breitere oder nur fadenförmige Verbindungen zusammenhängen. Meist sind zwei bis drei größere Abschnitte zu unterscheiden, die aber stets miteinander in Verbindung stehen, wenn auch eine völlige Abschnürung durch überlagernde Zellgranula besonders bei Eos. zu Täuschungen Anlaß bieten könnte. Man braucht dann nur eine günstigere

---

[1] Heizbarer Objekttisch. Dunkelfeldbeleuchtung standen mir nicht zur Verfügung. Siehe später Literatur.

Lage beim Wechsel der Bewegung abzuwarten, um die Verbindung sehen zu können.

Enthielt das Cytoplasma zahlreiche und deutlich sichtbare Granula, und war es dadurch optisch vom Kern gut zu unterscheiden, so konnte man hier und da, namentlich an der Konvexität größerer Kernabschnitte, feine Fäden von dem optischen Verhalten des Kernes von diesem ohne Grenze abgehen und eine kurze Strecke später zwischen den Zellgranulis verschwinden sehen. Sie hoben sich besonders deutlich ab, wenn um den betreffenden Kernabschnitt ein heller Saum auf kürzere oder längere Strecke zu sehen war. Mitunter gelang es, die Endigung des breit vom Kern sich abhebenden und gegen das Cytoplasma zu spitzer werdenden Fadens in einem feinen Kern zu beobachten, das, weniger lichtbrechend als die Zellgranula, bald heller, bald dunkler erschien, jedenfalls an Größe wesentlich hinter den Zellgranulis zurückstand. Vgl. dazu M. Schultzes (1) Befund verschieden großer Granula in einer Zelle S. 157. Bei besonders günstigen Lage- und Beleuchtungsverhältnissen sah man die Fäden deutlich zwischen zwei randständigen dunkleren Körnern aus dem Kern heraustreten.

Während in zahlreichen Fällen die Zellleibgranula bis dicht an die Kerngrenze heranrückten, standen sie bei derselben Zelle im Laufe der Bewegung an einem mehr oder minder großen Abschnitt des optischen Kernumfanges weiter ab, so daß der helle »Kernhof« entstand, der oben schon erwähnt wurde. Die Fäden verliefen teils senkrecht, teils schief zur Kernoberfläche, in einigen Fällen waren sie im Verlauf gebogen, meist aber gerade. Sie standen teils einzeln, teils aber auch in Gruppen von zwei und drei beisammen und variierten in der Breite von gerade noch sichtbaren Fäden bis zu deutlich doppelt konturierten konischen Strängen, an ihrer Basis etwa von der Breite der Zellgranula.

Gingen die Fäden nicht in der optischen Ebene des größten Kernumfanges hinaus, so waren sie bei dieser Einstellung nicht deutlich zu sehen, und es gelang dann im frischen Präparate nicht mit Sicherheit, ihre Kontinuität nachzuweisen.

Ein Cytomitom konnte ich direkt in meinen N. und Eos.[1] nicht auffinden. Indirekt mußte ich dagegen eine die Zellleibgranula isolierende Schicht deshalb annehmen, weil bei den häufig vor dem Aufhören jeglicher Bewegung im Objekt beobachteten, sehr raschen, flimmernden Bewegung der Zellgranula (Absterbeerscheinungen? siehe auch Literatur) der Eindruck hervorgerufen wurde, als würden die kugeligen Granula gegen unsichtbare Wände geschleudert. Wenigstens konnte ich nie ein direktes Aufeinanderprallen zweier Granula mit folgendem Auseinanderfahren konstatieren. Ebensowenig war ein Konfluieren der einheitlich großen Granula zu größeren Kugeln wahrzunehmen. Daß Zellgranula durch Fäden miteinander in Verbindung stünden, ist mir nie aufgefallen (vgl. Arnold, Literatur).

---

[1] Ich bediene mich der bei Hämatologen gebräuchlichen Abkürzungen nach Naegeli (48): N., Neutrophiler p. k. Leucocyt; Eos., Eosinophiler Leucocyt; L., Lymphocyt; R., rotes Blutkörperchen, Erythrocyt.

Der freie Rand der Leucocyten war während der Bewegung teils ganz, teils streckenweise völlig frei von Zellgranulis. Besonders gilt dies von den durchscheinenden, bald schmäleren, bald breiteren Cytoplasmazungen, durch deren Vorschieben die Form- und Ortsbewegungen durchweg eingeleitet wurden (Fig. 1*a*, 1*c*, 1*g*, 5). Erst nachträglich treten die Zellgranula oder bei Vorausgehen des Kernes dieser selbst in die vorgeschobene Zunge ein.

Der Kern, der uns hier besonders interessiert, machte während der Bewegung die mannigfachsten Formveränderungen durch. Bald wurde ein Teil weit ausgezogen, so daß man meinte, er müsse sich völlig loslösen. Bald dehnte sich das nämliche Stück in die Breite und näherte sich dem zurückgebliebenen Rest; bald wieder wurde dieser letztere in der Bewegungsrichtung des vorausgehenden Stückes nachgeholt, Fig. 2 *a*, *b*. Dabei wechselten auch die Kernfäden (im Sinne Stauffachers [38] gebraucht, entgegen Brugsch und Schilling [52]) ihre Länge, indem sie bald länger und dünner, bald kürzer und dann dicker erschienen. Besonders lange Fäden sah ich an dem großen N. der Fig. 5, der sich langsam nach rechts unten zwischen R. hindurchschob.

Der allgemeine Eindruck, den die Bewegung des Kernes machte, war der, daß er unter dem Einfluß von Zugkräften stehe, die sowohl im Kern selbst, als auch außerhalb im Cytoplasma wirkten, und ich halte es darum für unser Objekt durchaus nicht für ausgeschlossen, daß die gesehenen Verbindungen vielleicht in diesem Sinne wirksam sein könnten. Dieses Ausziehen mit folgender Rückkehr in einen kompakteren Zustand, die Tendenz des Kernes, wieder zu einer konzentrierteren Form, mehreren größeren, durch Brücken verbundenen Abschnitten zurückzukehren, scheint mir ein wesentliches Moment bei der Bewegung des Leucocytenkernes zu sein. Da die Bewegungen des Kernes aber stets in gewissen Relationen zu den äußeren Formveränderungen der Zelle stehen, da ich ferner auch mehrfach ein Vorausgehen des Kernes bei der Bewegung beobachtet habe, scheint es mir nicht gerechtfertigt, wenn man die Bewegung des Kernes für sich allein und unabhängig vom Cytoplasma, passiv oder aktiv vor sich gehen lassen will. Kern und Cytoplasma der N. und Eos. des Menschen sind vielmehr meines Erachtens motorisch als Einheit aufzufassen, indem Teile beider aktiv an der Locomotion teilhaben. Ob die contractile Materie des Kernes mit der des Zellleibes identisch oder nur funktionell ihr gleich zu bewerten ist, ob ferner die gesehenen Verbindungen, wie es mir wahrscheinlich ist, mit zu dem contractilen Anteil des Kernes gehören, kann ich nicht entscheiden.

Eines aber glaube ich ruhig bestreiten zu dürfen. Es ist die passive Beweglichkeit des ganzen Kernes unter dem Druck des Cytoplasmas, wie sie Heidenhain (50) S. 134/135 für seine weißen Blutkörperchen des Salamanders beschreibt: »Ist der Zellleib Träger einer ausgesprochenen Faserstruktur, so läßt sich mitunter in zweifelloser Weise zeigen, daß ein organischer Zusammenhang zwischen der Kernmembran und der fädigen Struktur des Zellleibes nicht besteht; dann ist der Kern als Ganzes in die protoplasmatische Filarstruktur verschieblich eingelagert. Beim weißen Blutkörperchen (Fig. 38) liegen die Kerne zwischen den Strahlen der Radiärfibrillen und sind gelegentlich der amöboiden Bewegungen innerhalb der Zellsubstanz nach allen Seiten gleitend verschieblich. Noch schöner und klarer zeigt sich dieses Verhältnis bei den Darmepithelzellen des Frosches (Fig. 39). Da der Kern hier in sehr deutlicher Weise zwischen die protoplasmatischen Längsfäden der Zellstruktur eingeschoben ist. Im Zusammenhang hiermit ist der Kern in der Längsachse der Zelle (also nicht nach allen Seiten? Verf.) frei verschieblich, entsprechend den sehr variablen Pressungen, welche innerhalb des Epithels, vermöge der Wirkung der Darmmuskulatur zustande kommen. . . . Man bemerkt leicht, daß die Kerne bald an der Basis, bald an der Spitze, bald in der Mitte der Zellen liegen, da sie nämlich bei seitlicher Druckwirkung immer gegen die Konvexität des Epithels auszuweichen gezwungen sind. Da nun die Form der Falten unbeständig ist, muß auch die Lage des Kernes entsprechend wechseln, was nur möglich ist, wenn der Kern verschieblich zwischen die fester ausdifferenzierten Teile des Zellleibes eingelagert ist.

Heidenhain hält also, wie ich die Sache auffasse, die beschriebenen und an Abbildungen gehärteter und gefärbter Präparate dargestellten Cytoplasmastrukturen für fest, und zwar für so fest, daß der ganze Kern, den Heidenhain frei dazwischen liegen läßt, passiv hin- und hergeschoben wird.

Dieser Auffassung gegenüber muß ich auf das entschiedenste betonen, daß ich an meinen Objekten ein solches Gleiten des Kernes während der Bewegung selbst an den morphologisch und physiologisch den Leucocyten der Salamanderlarve nahestehenden Zellen, wie den N. und Eos. des Menschen in der freien Blutbahn nie beobachten konnte, sondern an meiner Auffassung der Bewegung des Kernes als einer elastischen Zug- und Gegenzugwirkung, die prinzipiell von der Bewegung des Cytoplasmas nicht zu trennen ist, festhalten muß. So gut als möglich illustrieren Fig. 1, 2, 3, 4 und 5 diese Verhältnisse.

HEIDENHAINS Auffassung entspringt der Vorstellung des Kernes als eines in sich abgeschlossenen Organs der Zelle. Dies kann er aber nach meinen Befunden beim menschlichen polymorphkernigen Leucocyten nicht sein. Das einzige, meinen Abbildungen vergleichbare Objekt HEIDENHAINS (50), der lebende Froschleucocyt auf S. 137, spricht unter keinen Umständen gegen meine Auffassung. Angaben weiterer Autoren finden sich in der Literaturübersicht.

Eine Kernmembran oder irgend ein Gebilde, das man mit diesem Namen belegen könnte, das also einen deutlichen Abschluß des Kernes gegen das Cytoplasma darstellen würde, konnte ich nie am frischen Objekt nachweisen. Der helle Hof um den Kern ist einmal durchaus kein konstanter Befund, sondern tritt während der Bewegung auf, um am selben Kernabschnitt wieder zu verschwinden. Läge der Kern tatsächlich in einer feinen, optisch beiderseits differenzierbaren, also doppeltkonturierten Hülle, so müßte ihn diese unter normalen Bedingungen (namentlich bei Abwesenheit aller traumatischen Einwirkungen auf die überlebenden Zellen) auch während der Bewegung überallhin begleiten und damit stets und nicht nur hier und da und nur auf Teile des Kernes beschränkt vorhanden sein. Für die Bewegung des Kernes wäre eine Membran geradezu ein Hindernis. (Dieselbe Ansicht bei GRIESBACH [9].) Man denke nur an das nachgewiesene Durchtreten durch die Capillarwandung, die Emigration.

Ich glaube damit die Realität der am lebenden Objekt beobachteten, bis ins Cytoplasma zwischen die Zellgranula verfolgbaren Ausläufer des Leucocytenkernes, so gut dies am lebenden Objekt, mit unsern gegenwärtigen optischen und graphischen Hilfsmitteln (Ölimmersion, ABBÉS Beleuchtungsapparat, ABBÉS Zeichenapparat) möglich ist, nachgewiesen zu haben und damit die zu Beginn gestellte erste Frage bejahen zu können.

Die mikrophotographische Reproduktion des überlebenden

Leucocyten war leider mit den verfügbaren Apparaten wegen der amöboiden Bewegung, die jede längere Expositionszeit verbot, unmöglich gemacht. Die Aufnahme in der Ruhe aber wurde, abgesehen von den an und für sich ungünstigen Brechungsverhältnissen der ungefärbten Zellen noch durch einen andern Umstand verhindert.

Stellt nämlich der lebende und sich bewegende Leucocyt eine flache, nach zwei Dimensionen (Länge und Breite) wesentlich stärker als nach der dritten (Dicke) entwickelte Scheibe dar, so sucht er in der Ruhe derjenigen Gestalt möglichst nahe zu kommen, die bei geringster Oberfläche den größten Inhalt aufweist, der Kugelform. Während bei dem Leucocyten in Bewegung nur eine geringe Menge Cytoplasma dem Kern aufgelagert erscheint, wird dieser im Ruhestadium gerade in den Partien, die für unsre Beobachtungen von Wichtigkeit sind, am Rande, so sehr von Granulis des Cytoplasmas überlagert, daß vom Erkennen einer Kontur, geschweige denn einer der beschriebenen Strukturen, nicht mehr die Rede sein kann. Ist es aber nicht möglich, ein so feines Gebilde auf der Mattscheibe der Camera mit absoluter Klarheit einzustellen, so kann eine Aufnahme nicht gelingen. Die Abbildungen lebender Leucocyten im ultravioletten Licht, wie sie in Grawitz's (47) Lehrbuch III. Aufl., Taf. III zu finden sind, dürften eher geeignet sein, andre von ähnlichen Experimenten abzuhalten.

Vergleicht man den Umfang des sich bewegenden Leucocyten mit dem des ruhenden oder bereits toten, so ist es klar, daß auch der Kern an der Konzentration teilnehmen muß. Es ist dies vielleicht mit ein Grund, weshalb bei verschiedenen Fixierungsmethoden die Kernbrücken viel schwerer und lange nicht mit derselben Deutlichkeit nachzuweisen sind wie bei andern, weil sich die natürliche Konzentration mit der künstlichen, der Schrumpfung durch Wirkung des Fixierungsmittels, summiert. Über die Resultate bezüglicher Versuche siehe später.

Ist einmal die Existenz von Verbindungen zwischen Kerninhalt und Cytoplasma an der lebenden Zelle bestmöglich nachgewiesen, so muß die Darstellung am gefärbten Dauerpräparat folgen, an dem alles klarer, schärfer zutage tritt, durch das ein Vergleich mit den Befunden andrer Autoren oft erst möglich wird, denn das Nativpräparat ist in verschiedener Beziehung prinzipiell und qualitativ so sehr vom fixierten Dauerpräparat verschieden, daß ein direkter Vergleich des einen mit dem andern nicht ohne weiteres angeht, und doch sind beide zusammen für die Begründung jedes neuen Befundes unerläßlich.

Darum wurden auch die Verhältnisse am überlebenden Objekt so eingehend beschrieben und dargestellt, weil wohl ein Rückschluß von feineren Verhältnissen, die im Leben gesehen wurden, auf ähnliche Dinge am gefärbten Präparat zulässig ist, während eine Übertragung der Befunde vom toten, veränderten Präparat auf das lebende Objekt und Rückschlüsse daraus viel leichter zu Irrtümern führen. Mit andern Worten: Habe ich einen Befund im Leben, so darf ich einen gleichlautenden am Dauerpräparat mit diesem eher identifizieren, als wenn ich auf Grund morphologischer Befunde am Dauerpräparat Rückschlüsse auf die Verhältnisse im Leben ziehe.

Meine Dauerpräparate wurden zunächst ganz gleich hergestellt wie die nativen, und zwar wurden von derselben Person möglichst viele Ausstriche gemacht und entweder verschieden fixiert und hierauf nach derselben Methode gefärbt oder gleich fixiert und verschieden gefärbt. Es ergab sich daraus ein ordentliches Vergleichsmaterial.

An Fixierungsmitteln verwandte ich:

Hitzefixation in der Rubinsteinschen Modifikation der Ehrlichschen Vorschrift.

Alcohol absolutus, absoluten Methylalkohol, Sublimatlösung wässerig nach Lang, Formol 1 : 100 wässerig, Osmiumsäure 1% wässerig, Chromsäure 1% wässerig, Carnoys Gemisch[1].

An Färbungen:

1) progressive: a. einfache: Methylenblau basisch[2], Alaunkarmin;
    b. mehrfache: 1) Doppelfärbungen: Methylenblau-Eosin nach Jenner[3], Methylen-Azur nach Giemsa[3].
        2) Dreifachfärbungen: Triacid Ehrlich[3], Ehrlich-Biondis Dreifarbengemisch[4];
2) regressive: a. einfache: Eisenhämatoxylin[4] Heidenhain,
    b. doppelte: Eisenhämatoxylin + Erythrosin 1% wässerig[5].

Bei allen Färbemethoden, mit Ausnahme von Ehrlichs

---

[1] Alkohol 6 T., Chloroform 3 T., Eisessig 1 T.

[2] Methylenblau pur. crist. 1,0, Soda crist. 0,1, Aq. dest. 100,0.

[3] Nach Naegeli (48).

[4] Nach Heidenhain (10).

[5] Nach Held bei Schmorl, der Erythrosin mit Methylenblau verwandte zur Darstellung des Nisslschen Tigroids der Ganglienzellen und der Zwischensubstanz.

Triacid, das die Kerne ungenügend tingiert, hatte ich positive Befunde, deren Häufigkeit in einer gewissen Beziehung zur Fixierungsmethode zu stehen schien (siehe die Ausführungen auf S. 144ff).

Bei Doppelfärbungen mit Eosin oder mit Ehrlich-Biondis Gemisch wurde das Cytomitom oft durch die intensiv gefärbten eosinophilen Zellgranula verdeckt, während dies bei N. weniger der Fall war.

Methylenblau[1]. Die einzelnen Chromiolen treten dunkelblau aus der ebenfalls noch stark tingierten Grundsubstanz des »Chromatins« hervor, wogegen die scharf begrenzten Bahnen des Caryomitoms[2] eben noch einen leicht hellblauen Farbenton angenommen haben. Bei den günstigsten Fixierungsmethoden fand sich am freien Kernrand im optischen Schnitt ein Wandbelag von Chromiolen, die öfters Teile des Caryomitoms zwischen sich heraustreten ließen. Dann sah man völlig deutlich die Abplattung der Chromiolen gegen den durchtretenden Strang. Die Chromiolen haben etwa die Größe der Zellgranula, und es scheinen hier und da feinste dunkel tingierte Verbindungen zwischen ihnen zu bestehen. Sehr häufig[3] sah man austretende Fäden vom optischen und tinktoriellen Verhalten des Caryomitoms, von der Ausdehnung der beim lebenden Leucocyten gesehenen, oben ausführlich beschriebenen Strukturteile. Flankiert durch zwei abgeplattete Chromiolen, verliefen sie konisch zulaufend durch den häufig vorhandenen hellen Hof, um in einem intensiv gefärbten großen Zellenmicrosoma zu endigen. An dieses Plasmosom schloß sich bei denjenigen Zellen, wo ein Cytomitom darstellbar war, dieses direkt an.

Die Verhältnisse an Methylenblaupräparaten veranschaulichen Fig. 8—10, 21, 22, 24.

Der Basis des Fadens gegenüber sieht man bisweilen sehr deutlich ein drittes Chromatinkorn, so daß es den Anschein erweckt, als ginge der Faden aus dem Chromatin hervor. Günstigere Objekte dagegen zeigen sehr deutlich, daß die abgehenden Stränge die direkte Fortsetzung des schwach gefärbten Caryomitoms darstellen, dessen Bahnen teils parallel zur Oberfläche, teils senkrecht und schief zu ihr, mehrfach anastomosierend, als scharf begrenzte, gegen das Chromatin bzw. dessen Grundsubstanz deutlich abgesetzte Stränge zu sehen sind. Daß es nicht etwa Aussparungen zwischen den Balken des chromatischen Kernanteiles sind, glaube ich durch die oben erwähnte und in diesen Präparaten mit aller Deutlichkeit sets wiederkehrende Tatsache begründen zu können, daß einer Einbuchtung des die Bahn begrenzenden Chromatinblockes auf der einen Seite stets eine entsprechende Ausbuchtung auf der andern gegenübersteht, die Bahn selbst also keinerlei Einschnürungen in ihrem Verlaufe zeigt, sondern im Bilde parallel begrenzt erscheint. Es würde sich also daraus ergeben, daß diese Bahnen wohlorganisierte, widerstandsfähige Gebilde sind, die eine andre Substanz des Kerns, das mit basischen Kernfarben färbbare Chromatin nebst seiner Grundsubstanz zwingen, sich in der Form ihrem Verlaufe anzupassen und nicht umgekehrt (Fig. 8, 9, 10, 21, 22, 24).

---

[1] Färbung ebenfalls nach Nissls Vorschrift, aber nur bis etwa 40^{c} Erwärmen; meine Lösung färbte abgekühlt in längstens 15 Minuten stets konstant. Waschen, Trocknen, Balsam.

[2] Stets in oben angegebenem Sinne verwandt.

[3] Exakte Zahlen S. 143—144.

Die seitliche Begrenzung der Fäden ist von ihrem Austritt aus dem Kern bis zur Endigung im Plasmosom absolut deutlich, besonders dann, wenn der oft erwähnte helle Hof sichtbar war (Fig. 8, 9, 22, 24).

Hängen zwei Kernabschnitte nur mehr durch feine Fäden zusammen, so läßt sich leicht nachweisen, daß diese ebenfalls in das achromatische Caryomitom übergehen und aus dessen Substanz bestehen, während das Chromatin eine Strecke weit die Fäden wohl begleiten kann, aber bei feinsten Ausziehungen nicht mehr mitkommt (Fig. 10).

Das Cytomitom präsentiert sich als feinmaschiges, blaß gefärbtes Netzwerk mit sehr dunklen Kreuzungspunkten (Plasmosomen). Es stoßen stets nur drei Fäden des Netzes in einem Punkt zusammen, woraus bei günstiger Lage und Färbung eine Wabenquerschnittzeichnung resultiert. Die Zellgranula bleiben ungefärbt und sind bei Eos. als stärker lichtbrechende, die Maschen des Cytomitoms erfüllende und zum Teil verdeckende runde Körner zu sehen.

Alaunkarmin[1] läßt den chromatischen Anteil leuchtend rot erscheinen, wobei die einzelnen Chromiolen nicht deutlich zu unterscheiden sind. Das Caryomitom hebt sich als hellrosa Balkenwerk gut von der gefärbten Umgebung ab, desgleichen die deutlichen Kernbrücken, die bei dieser Färbung etwas robuster erscheinen als mit Methylenblau. Möglicherweise ist die lange Färbedauer imstande, eine leichte Quellung des achromatischen Kernanteils hervorzubringen. Die Endpunkte der Kernbrücken, sowie die Zellenmicrosomen zeigen deutlich rote Farbe. Das Cytomitom selbst ist als hellrosa Maschenwerk gut sichtbar, während die Granula ungefärbt bleiben. Bezüglich der Darstellung des Cytomitoms bestehen Beziehungen zur Dauer der Farbstoffeinwirkung (Näheres siehe S. 144). Dazu Fig. 11, 12, 13.

---

[1] 24 Std. in gedecktem Gefäß, kalt gefärbt. Auswaschen. Trocknen. Balsam.

Diese beiden einfachen Färbeverfahren gaben mir von allen progressiven Methoden die sichersten und schönsten Resultate. Da nach der Färbung jeglicher intensivere Eingriff unterbleibt, glaubte ich diese beiden Methoden bei der später zu besprechenden Untersuchung der Fixierungsflüssigkeiten vornehmlich zur Kontrolle verwenden zu dürfen.

Die Doppelfärbung nach Jenner[1] ergab in der Stärke je nach der Färbungsdauer verschiedene Resultate, die ferner auch von dem Alter der Lösung (Vorherrschen der basischen oder sauren Komponente) abhängig waren. So ergab mir eine alte Jenner-Lösung mit stark basischer Quote zur Darstellung der blaßblauen bis blaßlila Kernbrücken des ebenso gefärbten Caryomitoms und Cytomitoms bessere Resultate (Fig. 6) als eine neue, deren Eosinanteil den blauen Ton des Kerns etwas zu stark ins Rotviolette veränderte und die Zellgranula zum Nachteil des Cytomitoms stärker hervortreten ließ.

Giemsas Azur-Eosingemisch gab dagegen konstantere Resultate, die auch durch Variieren der Färbungsdauer, 15—30′, nicht wesentlich beeinflußt wurden. Während die helllila Kernbrücken und das ebensolche Caryomitom deutlich sich aus dem braunvioletten Chromatinanteil heraushoben und auch die Endpunkte der Kernfäden und die kleineren Plasmasomen des Zellleibes deutlich braunviolett tingiert wurden, konnte ich ein Cytomitom nur andeutungsweise erhalten, während die neutrophilen Zellgranula als helllila-bläuliche Körnchen deutlich von den kleineren, anders gefärbten Plasmasomen unterschieden waren, zwischen denen sie lagen. Dazu Fig. 7, 17, 18 und 23.

Ende 1908 gelang es mir noch nach vielen vergeblichen Versuchen, mit der Ehrlich-Biondischen Lösung, die ja für Schnittpräparate berechnet und für welche Sublimatfixierung gefordert wird, prinzipiell brauchbare Resultate zu erzielen, und zwar an mit Alcohol abs. und Methylalkohol fixierten Blut- und Knochenmarkabstrichen, während Sublimatfixation trotz besserer Aufnahme des Farbstoffes aus andern später zu erörternden Gründen für unser Objekt nicht genügte[2].

---

[1] Original 10—15 Min. gefärbt, bei Fixierung mit Alcohol abs. 15—20. Min.

[2] Konzentration 1 : 40, sonst nach Heidenhains (10) Vorschrift. Färbedauer 18—24 Std.

War die Färbung auch an den jungen und auch älteren polymorphkernigen Leucocyten nicht sehr intensiv (Erythroblasten nahmen dagegen den Farbstoff viel begieriger auf), so konnte man doch den Kern völlig erfüllt sehen von zwei scharf voneinander geschiedenen different gefärbten Substanzen, einer grünen und einer rosaroten. Die grüne Substanz war in Balken und Strängen angeordnet, die teils dicker, teils schmaler mit noch feineren Verbindungen zwischen sich, den Kern in verschiedener Richtung durchzogen, teils bis zum Kernrand (optisch) zu verfolgen waren. Ab und zu kamen auch ein bis zwei größere Ansammlungen grüner Substanz, besonders in größeren Kernabschnitten zur Anschauung, vornehmlich in den jungen polymorph bzw. hufeisenkernigen N. des roten Knochenmarkes (Fig. 20). Vergleiche dazu den »Nucleolenbefund« von Brugsch und Schilling (52) Literatur S. 167.

Ob diese grünen Gebilde vielleicht einen oxychromatischen Kern enthalten, konnte ich nicht entscheiden; vgl. dazu die Auffassung Stauffachers (54) von der Natur der echten Nucleolen.

Eine hellrosa gefärbte Substanz entsprach in allen Einzelheiten dem Caryomitom, und es gelang mir auch in mehreren Fällen deutlich die von diesem abgehenden Kernbrücken bis zu dem wieder grün gefärbten ersten Plasmosom im Zellleib zu verfolgen. Auch hier war der helle Kernhof ein ausgezeichnetes Hilfsmittel beim Aufsuchen der nur schwach tingierten Stränge, da er sich nicht mitfärbte. Ein Cytomitom sah ich nicht an meinem Objekt, da das Cytoplasma, besonders der N., diffus rosa tingiert war. Die Zellenmicrosomen dagegen waren in vielen Zellen als deutliche hellgrüne Punkte über das Cytoplasma verstreut sichtbar. Bei Eos. verdeckten die stark rot gefärbten Zellgranula die Plasmosomen völlig. Diese eosinophilen Granula waren der intensivst gefärbte Anteil aller Präparate, so daß man im Übersichtsbild von Knochenmarkausstrichen eine selective Färbung aller eosinophilen Zellen, Myelocyten wie Leucocyten, erhielt. (Vgl. dazu auch die Figuren zu Heidenhain [10].) Wenn ich die grünen Pünktchen des Cytoplasmas für die Plasmosomen des Cytomitoms halte, wiewohl ich dieses selbst nicht darstellen konnte, so stütze ich mich dabei auf den unabhängig von mir erhobenen identischen Befund bei Stauffacher (54), der außerdem noch das Cytomitom (rötlich) mitfärben konnte. Ein Vergleich seiner und meiner Präparate ließ keinen berechtigten Zweifel an der Homologie der Gebilde aufkommen. Ich gehe ferner wohl auch nicht fehl, wenn ich die grün gefärbte Substanz im Kern dem Basichromatin, die rosagefärbte dem Oxychromatin **Heidenhains** gleichsetze. Die austretenden Fäden wären also direkte Fortsetzungen des Oxychromatins in den Zellleib, ein Befund, der nach den vorausgehenden Färbungen ja wohl zu erwarten stand (Fig. 19, 20).

Übrigens reicht das Verfahren an Schärfe und Klarheit der Bilder bei unserm Objekt nicht an die andern Methoden heran, was sich aus einem Vergleich der **Heidenhain**schen Abbildungen mit anders gefärbten desselben Objekts beim selben Autor ohne weiteres ergibt. Als Kontrolluntersuchung möchte ich diese Färbung dennoch nicht missen.

Bezüglich des **Ehrlich**schen Triacids s. S. 132.

Die beste regressive Methode ist unstreitig die mit **Heidenhains** Eisenhämatoxylin. Der Chromatinanteil hebt sich scharf und klar blauschwarz vom ungefärbten oder grau getönten achromatischen Kerngerüst ab. Die Endpunkte der bei Anwesenheit des hellen Hofes deutlichen Kernbrücken sind als größere dunkle Punkte schon bei schwächerer Vergrößerung sichtbar, ebenso bei stärkerer Vergrößerung die schwarzen kleinen Zellmicrosomen in den Eckpunkten des grau in verschiedener Tönung gefärbten Cytomitoms. Wie auch **Zimmermann** (21) hervorhebt, kommt es bei der Darstellung feiner Bestandteile wesentlich auf den Grad der Differenzierung, also auf den Zeitpunkt an, in welchem die Differenzierung unterbrochen wird. Daher kommt es auch, daß die Resultate keine so konstanten sind, wie bei progressiven Färbungen, und es gehört neben sorgfältigster Technik auch ein wenig Glück dazu, im selben Blutpräparat zahlreiche für unsre Strukturanteile günstige Objekte darzustellen. Dann allerdings gehören die Bilder zu den schönsten und namentlich lassen sie an Schärfe nichts zu wünschen übrig (Fig. 14 stark, Fig. 15 weniger, Fig. 16 schwach differenziert). Letztere beiden Figuren zeigen die Doppelfärbung Eisenhämatoxylin-Erythrosin[1]. Außer den oben für Eisenhämatoxylin geschilderten Verhältnissen färben sich dabei die eosinophilen Granula rosa- bis rot. Bei günstiger, nicht zu langer Bemessung der Zeitdauer der Erythrosineinwirkung kann man neben den Granulis auch Cytomitom und Plasmosomen darstellen (Fig. 16). Bei N. färben sich die Granula gar nicht oder höchstens in einem hellgrau-rötlichen Tone mit (Fig. 15). Gelingt die Doppelfärbung, so gibt sie schöne Bilder; sie ist aber unzuverlässig im Ausfall.

---

[1] Eisenhämatoxylin bis. und mit Einlegen in Leitungswasser. 1%ige wässerige Erythrosinlösung 1 Min., Abspülen in Aq. dest., Trocknen, Balsam. Vorsicht wegen Überfärben mit Erythrosin.

Es war also möglich, mit allen den Kern genügend tingierenden Farbstoffen unsrer Reihe positive Resultate zu erlangen und damit den im Leben erhobenen Befund von Fortsätzen des Kernes, die sich eine Strecke weit ins Cytoplasma verfolgen ließen, durch das gefärbte Dauerpräparat vollkommen zu bestätigen und ich darf wohl nach dem vorausgehenden die bei überlebenden Leucocyten gesehenen Gebilde mit den Kernbrücken des gefärbten Präparates identifizieren.

Es sind feine Fortsätze nachweisbar, die im Kern selbst beginnen, die Kerngrenze zwischen zwei distinkten Chromatinkörnern überschreiten, um nach kürzerem oder längerem, geradem oder leicht gebogenem, jedenfalls aber ununterbrochenem Verlauf sicher im Cytoplasma in einem morphologisch und tinktoriell den Plasmasomen zuzurechnenden Punkte zu endigen.

Die Befunde am Dauerpräparat führen uns aber in der Erkenntnis noch einen Schritt weiter als dies das überlebende Objekt vermochte. Einmal können wir den direkten Zusammenhang, die Kontinuität der austretenden Kernbrücken mit dem Caryomitom in unserm Sinne unwiderleglich dartun.

Damit fällt aber ein Einwand, der ins Gewicht fallen müßte, nämlich, daß die gesehenen Strukturen über oder unter dem Kern im Cytoplasma verlaufen könnten, also gar keine Elemente des Kernes wären, sondern nur durch Projektion auf den Kern, durch eine optische Täuschung in diesen verlegt würden. So breite, konstante Bahnen, wie wir sie im achromatischen Kerngerüst vor uns haben, kommen aber bekanntlich im Cytoplasma der p. k. Leucocyten des Menschen gar nicht vor. Dazu kommt dann noch die jederzeit demonstrierbare Tatsache, daß die Kernfäden erst mit dem Kern (bzw. nach ihm) im Bilde auftreten und mit ihm (bzw. vor ihm) wieder verschwinden, so daß wohl von einer optischen Täuschung im Ernst nicht gesprochen werden kann.

Auch der Befund der flankierenden Chromatinkörner ist nur in unserm Sinne zu verwerten, denn ein Gebilde, das im Niveau dieser Körnchen die Kerngrenze überschreitet, muß aus dem Kern stammen, weil gleich große und gleich angeordnete Chromatinpartikel im Cytoplasma anerkanntermaßen normalerweise nicht vorkommen, die Fäden treten also nicht bloß mit der Oberfläche des Kernes in Kontakt, sondern stehen mit dessen eigner Substanz in engster Verbindung. Die Kernbrücken stellen sich damit unzweifelhaft als organisierte Teile, als periphere Ausläufer des achromatischen Caryomitoms dar. Fig. 6—12, 16—24.

Auf der andern Seite stehen dieselben Kernbrücken durch Vermittlung ihrer peripheren Endpunkte (Plasmosomen) in direkter Verbindung mit dem Cytomitom, in dessen Netz oder Wabenwerk sie sich als innerste Pfeiler einfügen (Fig. 6, 8, 9, 11—16, 21, 22, 24).

Damit fällt aber im wesentlichen die strenge morphologische Grenze zwischen dem Kern und dem Cytoplasma, indem nachweisbar Teile des einen in Teile des andern kontinuierlich verfolgbar sind.

Das gegenseitige Lageverhältnis zwischen dem Caryomitom und dem Cytomitom und zwischen dem ersteren und den Chromatinkörnern läßt uns noch an ein Weiteres denken. Wird tatsächlich die Gestalt des »Chromatins« von dem Verlauf und den Formen und Größenverhältnissen des Caryomitoms bedingt, so gewinnt dieses letztere gegenüber dem derzeit fast allein herrschenden »Chromatin« an Bedeutung nicht bloß in morphologischer, sondern auch in physiologischer (Ernährung, Bewegung?), ganz besonders aber in biologischer Beziehung, indem ihm bei der indirekten Teilung unter Umständen eine Rolle zufällt, von deren Tragweite man sich erst dann wird eine präzisere Vorstellung machen können, wenn einmal der beschriebene Zusammenhang zwischen Caryomitom und Cytomitom durch ein erdrückendes Tatsachenmaterial sichergestellt sein wird. Ein Grund mehr, diesen Verhältnissen seine volle Aufmerksamkeit zu schenken.

Nachdem einmal der Zusammenhang der aus dem Kern entspringenden Fäden mit dem Cytomitom klar war, interessierte es ganz besonders, ob damit auch, was a priori zu erwarten stand, die von den Autoren als Centrosomen, Centralkörper, Microcentren bezeichneten besonderen Differenzierungen des Cytoplasmas direkt oder indirekt in Verbindung stehen. Nach dem Vorgang von E. van Beneden[1], Flemming, Boveri bezeichnet man als Centralkörper differenzierte Teile des Cytoplasmas, die eine kugelige oder ovoide Bildung mit feinster radiärer Streifung darstellen. Das Centrum der Bildung wird eingenommen von zwei bis mehreren, meist durch ungefärbte Fäden, Centrodesmosen (Heidenhain) verbundenen, stark basisch sich färbenden Microsomen, den eigentlichen Centriolen (Heidenhain)[1]. Nach außen ist die zufolge ihrer Kontraktionsfähigkeit in der Größe schwankende Sphäre von einer Körnerschicht begrenzt, dem Microsomenstratum (Heidenhain), das sich im optischen Querschnitt der Sphäre als Körnerkranz (van Beneden) oder Microsomenkranz präsentiert. Von diesen wieder basophilen Körnchen gehen den Radien ähnliche, mit diesen gleichgerichtete Fädchen ab, die wieder in Körnchen endigen. Die größten Microsomen liegen der Sphäre direkt auf, während die entfernteren kleiner sind. Zuweilen sieht man eine konzentrische Anordnung dieser »Microsomen zweiter und höherer Ordnung« (Heidenhain [50]) zum Centrosom, möglich sind quere Verbindungen zwischen den Microsomen derselben Ordnung. Die Centrosomen werden als das Kinocentrum gegenüber dem Kern als Chemocentrum (Zimmermann [21], S. 697) aufgefaßt und sind bis jetzt in den Zellen der meisten Gewebe der verschiedensten Tierspecies, von Heidenhain besonders auch für Leucocyten (des Salamanders) in sog. Teilungsruhe nachgewiesen worden[2].

---

[1] Historisches und Literatur bei Heidenhain (50), S. 217 ff. Ich halte mich im folgenden an Heidenhain (50) und K. W. Zimmermann (21).

Ob die Centrosomen tatsächlich als präformierte Gebilde im Cytoplasma während des ganzen Lebens der Zelle vorhanden sind, wie etwa der Kern bei den meisten Zellen, oder ob es sich dabei um Differenzierungen des Cytoplasmas handelt, die, zuzeiten auftretend, wieder verschwinden können je nach den biologischen Bedürfnissen des Zellorganismus, das ist allerdings eine Frage, die mir trotz der vielen positiven Befunde in der sog. Teilungsruhe noch nicht definitiv beantwortet erscheint. Ebensowenig ist meines Wissens ein positiver Beweis dafür erbracht, daß das »Centrosom« tatsächlich das Centrum der bewegenden Vorgänge innerhalb der Zelle in der sog. Teilungsruhe ist. Ist, diese Funktion des Microcentrums als Tatsache vorausgesetzt (wozu ich mich zurzeit allerdings nicht bekenne), einmal eine Verbindung dieses unter Vermittlung des übrigen Cytomitoms mit dem Kern nachgewiesen, dann dürfte wohl der allgemeine Schluß Zimmermanns vom Kinocentrum und Chemocentrum nicht mehr die gleiche Berechtigung haben.

M. Heidenhain [50], S. 245 f. gibt zu, daß man sich »noch sehr im Dunklen befinde, betreffs der Natur und Homologie der sphärenartigen Bildungen bei Blutkörperchen und Gewebezellen«. Bei weißen Blutkörperchen . . . findet man in der Teilungsruhe »im Centrum der Strahlung konstant einen sphärisch begrenzten Bezirk, welchen ich ursprünglich[1], und zwar wahrscheinlich irrtümlicherweise, der Sphère attractive VAN BENEDENS gleichsetze. Der oft sehr deutliche Grenzkontur des Gebildes wird durch eine Lage grober Plasmasomen zustande gebracht «. Infolge der relativen Stabilität solcher Gebilde wirft HEIDENHAIN die Frage nach der Organnatur und der Homologie solcher Körper auf, die aber zurzeit keiner Lösung zugänglich ist. Es dürfte sich nach diesem Autor der Regel nach bei den begrenzten sphärenartigen Bildungen der Leucocyten »um eine Differentiation in loco handeln« (S. 246 mit Fig. 128 *a*, *b*), damit also wohl um eine nicht so konstante, sondern mehr wechselnde, labile Strukturform des Cytoplasmas? (Verf.)

---

[1] In Analogie zu den sichtbaren Strukturelementen des »Chromatins« der Chromiolen.

[2] Literatur über Centriolen bei Heidenhain (50), S. 229.

Tatsächlich konnte ich mehrfach Differenzierungen des Cytoplasmas in der Nähe des Kernes nachweisen (Fig. 9, 21—24), die alle Attribute der beschriebenen Bildungen zeigten und durch das Cytomitom in Verbindung mit den ebenfalls an denselben Zellen sichtbaren Kernbrücken standen. Konzentrische Anordnung mehrerer Microsomenreihen auch auf Fig. 8. Der Nachweis dieses Zusammenhanges gelang mir sowohl an Methylenblaupräparaten als auch mit der GIEMSA-Färbung, bei letzterer allerdings nicht mit derselben Schärfe wie bei der ersten Methode, weil sich das Cytomitom ungenügend färbte. Wenn ich bei meinen ganzen Leucocyten mit der Eisenhämatoxylinmethode keine positiven Resultate erzielte, so schreibe ich dies mit ZIMMERMANN (21) dem Umstand zu, daß in solchen Fällen, die Existenz der Gebilde vorausgesetzt, diese durch die stark gefärbten Zellenmicrosomen und das nicht im Sinne der »Sphäre« differenzierte übrige, ebenfalls deutlich gefärbte Cytomitom verdeckt waren. Ein Teil mag auch, wie von ZIMMERMANN und HEIDENHAIN ebenfalls erwähnt, durch den Kern verdeckt worden sein. Immerhin erklärt all dies meines Erachtens nicht genügend und vollständig den negativen Ausfall der differenzierten Gebilde bei einer großen Anzahl von Leucocyten, während beispielsweise die Fortsätze (bezügliche Zahlen auf S. 143f) in einem weit größeren Prozentsatz der Fälle aufgefunden werden konnten, wenn ihre Sichtbarkeit auch gewiß nicht größer ist als die der »Centrosomen«, wovon man sich durch einen Blick auf die Fig. 21—24 überzeugen kann[2]. Auch die Fixierungs- und

---

[1] Nach HEIDENHAIN (10).

[2] Ich habe mich auch hier bemüht, in den Zeichnungen ganz genau den optischen Eindruck aller Einzelheiten festzuhalten und besonders alles, was man unter Schematisieren versteht, peinlichst zu vermeiden. Die Farbengebung

Färbemethode kann wohl nicht im Ernst für den geringen positiven Ausfall verantwortlich gemacht werden, da die hier dargestellten »Centrosomen« alle Attribute von solchen aufweisen. Auf Fig. 24 sieht man auch eine Andeutung von konzentrischer Anordnung »centrierter Microsomen höherer Ordnung«. Wenn ich in den gezeichneten »Centrosomen« mit Ausnahme der Fig. 9 nur ein einziges Centriol im Centrum sah, so rührt dies einmal davon her, daß ein tiefer stehendes vom höher gelegenen optisch verdeckt wurde, oder daß bei ungleicher Höhe der Lage bei einer bestimmten genauen Einstellung eben nur eines zu sehen war und darum auch nur eines hier angegeben werden konnte. bei Fig. 23 habe ich überhaupt nur eines entdecken können. Aussehen und Lage zum Kern und zum übrigen Cytomitom lassen wohl keinen Zweifel zu, daß wir es bei den vorliegenden Gebilden mit den als »sphärenartige Bildungen« beschriebenen Differenzierungen zu tun haben.

Ein Zusammenhang des »Centrosoms« mit dem Kern wird in neuerer Zeit allerdings fast allgemein nicht angenommen. Vgl. Zimmermann (21) und Heidenhain (50). Immerhin haben sich auch einige Forscher besonders bei unserm Objekt für einen solchen Zusammenhang erklärt. So hat Niesing[1] den Verdacht ausgesprochen, daß nicht alle Körnchen, die Heidenhain als Centralkörper (Centriolen, Verf.) auffaßt, diese Deutung verdienen. Er will als solche nur diejenigen anerkennen, welche die Ursprungspunkte für die Protoplasmafibrillenstrahlung abgeben. Niesing konnte einzelne centrierte Fibrillen bis an die Kerngrenze verfolgen. Für andre nimmt er eine Endigung an der Kernhaut an. Im Gegensatz zu Heidenhain hat er bei Abhebungen des Protoplasmas vom Kern feinste, vom Centralkörper nach dem Kern gehende Brücken gesehen. Letzteres sah auch Pollitzer[2] (siehe später S. 161 f).

Niesing nimmt eine Kernhaut als Endigungspunkt für die centrierten Fibrillen an, eine Auffassung, der ich aus unten auseinanderzusetzenden Gründen nicht zustimmen kann. Niesing kann darum auch die von mir beschriebenen, im Zusammenhang mit Cytomitom und »Centrosom« stehenden Kernfäden nicht gesehen haben.

Eines fehlt noch unter den Attributen des Kernes; die Kernmembran. Was ich zu Anfang von dem hellen Kernhof des lebenden

---

wurde, wennmöglich, mit denselben Farben erzielt, in denen gefärbt worden war. (Methylenblau, Methylgrün, Fuchsin, Erythrosin, Karmin.)

[1] Niesing, Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLVI 1895. Zit. nach Arnsed (15). S. 72 f.

[2] Literatur nicht zugänglich. Zit. nach Schilling (52)

Objekts aussagte, bestätigten mir vollauf die Dauerpräparate. Einmal ist der Kernhof im optischen Querschnitt des Kernes überall zu sehen, einmal fehlt er teilweise, einmal ganz, und zwar bei der genau gleichen Behandlungsweise der Ausstriche von Anfang bis zu Ende, und ebenso wechselnd war der Befund in ein und demselben Präparat. Man kann sagen, daß kein einziger Leucocyt den Kernhof in genau derselben Ausdehnung und demselben Umfang darbot wie der andre. War der helle Hof zu sehen, so zogen Kernbrücken durch ihn hindurch, und seine äußere Begrenzung bildeten die ersten Maschen (bzw. Waben) des Cytomitoms. War er nicht da, so trat das Cytomitom stellenweise bis dicht an den Kern heran, so daß der Eindruck entstand, als wäre der helle Hof ein Produkt der Spannungsdifferenzen innerhalb des Cytomitoms, der Spannungsdifferenzen vielleicht auch zwischen Cytomitom und Caryomitom, da die Kernbrücken, so viel ich sah, stets am äußeren Kontur des Hofes im Plasmosom endigten, wenn ein solcher vorhanden war. Auf alle Fälle haben wir es nicht mit einem konstanten, sondern mit einem sehr variablen Gebilde zu tun, das darum auch nicht den Anspruch auf die Bezeichnung Kernmembran erheben kann. Denn eine Membran ist doch nicht sowohl ein morphologischer als auch ein physiologischer Begriff, mit dem die Vorgänge der Diffusion in engster Beziehung stehen. Vgl. dazu auch die Ausführungen bei STAUFFACHER (38) S. 374. Zudem wäre diese Membran noch durchlöchert, was ihr einen erheblichen Teil ihres Wertes als Membran nehmen müßte. FLEMMING [4] allerdings bezeichnet auch eine durchlöcherte Membran dennoch als Membran.

Aber eine chromatische Kernmembran wäre noch denkbar (Literatur dazu S. 168ff). Gegen die Annahme einer solchen bei meinem Objekt möchte ich einen prinzipiellen Einwand erheben. Untersucht man nämlich ganze Zellen und keine Schnitte von solchen und von deren Kernen, so hätte eine mit basischen Farbstoffen im Sinne des Chromatins färbbare Kernmembran zur Folge, daß irgendwelche Details der Kernstruktur durch sie hindurch bei gefärbten Präparaten gar nicht wahrnehmbar wären, welche Überlegung möglicherweise HEIDENHAIN (10) zu der Forderung veranlaßte, daß zum Zweck des Einblicks in die Zellstruktur der Zellleib geschnitten werden müsse. Insbesondere müßte uns die chromatische Kernmembran die Aussicht auf die beschriebenen, aus dem Kern ins Cytoplasma ziehenden achromatischen Fäden so verdecken, daß ihr Erkennen, ihre Existenz vorausgesetzt, nicht möglich wäre;

denn die darüber und darunter liegenden, stark tingierten Membranpartien ließen die Durchtrittsstelle kaum erkennen. Die wandständigen Chromatinkörner müßten peripher stets von einem dunklen Saume begrenzt sein, der auch die an der Oberfläche gelegenen Teile des Caryomitoms überziehen und dort als dunkle Grenzlinie erkennbar sein müßte. Ich muß gestehen, daß ich an meinem Objekt diese Art der Kernbegrenzung stets vermißt habe. Erscheint einmal eine Kernkontur kontinuierlich auf eine kürzere oder längere Strecke von chromatischer Substanz begrenzt, so genügt, von technischen Fehlern in der Fixierung und Färbung und degenerativen Veränderungen des Kernes (Pyknose, Kernwandhyperchromatose [ARNOLD]) abgesehen, ein leichtes Verschieben des Tubus, um diese scheinbar kontinuierliche Begrenzung in einzelne optisch aufeinander projizierte Chromiolen zu zerlegen. Daß diese Täuschung tatsächlich naheliegt, illustriert am besten die Angabe HEIDENHAINS (50) S. 245, der für die Microcentren der Leucocyten in der Teilungsruhe eine Begrenzung des centralen sphärischen Bezirkes beschreibt, die aus einer Lage großer Plasmosomen besteht, »die indessen im Farbenbilde so miteinander verschmelzen können, daß dadurch eine fortlaufende Linie sich erzeugt, welche dem Durchschnitt eines Häutchens oder einer Membran ähnlich sieht«. Übrigens bestehen unter denjenigen Autoren, die eine Kernmembran für die Leucocyten beschreiben, die weitgehendsten Differenzen. Man ist noch nicht einmal darüber einig geworden, ob diese Kernmembran nur dem Kern oder dem Kern nebst der angrenzenden Cytoplasmapartien, oder endlich ganz diesem letzteren zugeschrieben werden soll. (Näheres auf S. 168 ff.)

Ich konnte mich beim besten Willen, weder am überlebenden Objekt, noch am gefärbten Präparat von der Existenz einer Kernmembran oder eines als solcher zu deutenden histologisch von der Umgebung zu differenzierenden Gebildes überzeugen.

Was die Zahl der Zellen anbelangt, in denen die beschriebenen Verbindungen darstellbar waren, so stehen mir folgende Zahlen zur Verfügung: Es zeigten von 206 p. k. Leucocyten normalen Blutes in Methylenblaupräparaten 164 Fortsätze in der Einzahl oder zu mehreren an derselben Zelle. Von 112 Zellen aus Alaunkarminpräparaten hatten 91 positiven Befund. Bei 120 Leucocyten aus einem JENNER-Präparat fand ich Fortsätze bei 100 Stück. Zusammen waren bei 438 Zellen 350 mal Fortsätze mit allen Attributen zu sehen, was 80% der Gesamtzahl entspricht. Es befanden sich unter den positiven alle möglichen Kernformen von den blasseren Hufeisenkernen mit geringer Einschnürung bis zu im Chromatinanteil meist dunkler tingierten, stark polymorphen, zerschnürten Kernformen, deren einzelne Lappen nur noch durch feine blasse Fäden zusammenhingen. Dabei fiel es auf, daß fast alle negativen Ergebnisse bei Kernen mit sehr starker Polymorphie zu erheben waren. Auch an den großen Mononucleären, den Übergangsformen der Hämatologen, konnte ich häufig positive Befunde konstatieren, die ich aber, weil eigentlich nicht zu vorliegender Arbeit gehörig, bei der Zählung wegließ, diese Befunde sind vollkommen identisch mit den von Patella (46, 49) photographierten, aber nicht erwähnten Gebilden (s. u. S. 175).

Im ferneren fand ich an den erwähnten 438 Zellen 365mal ein ausgesprochen tingiertes Cytomitom mit den zugehörigen intensiver gefärbten Plasmosomen. Bei 12stündiger Färbung in Alaunkarmin bekam ich bei 56 Leucocyten nur 30 positive Befunde des Cytomitoms, während 56 Zellen desselben Blutes, die sonst gleich behandelt worden waren, bei 24stündiger Färbung 47mal ein deutliches Cytomitom aufwiesen, so daß die Sichtbarkeit dieses Strukturteiles unter gewissen Voraussetzungen von der Dauer und Intensität der Färbung abhängig ist. Die negativen Befunde des Cytomitoms decken sich fast vollkommen mit den negativen Fortsatzbefunden, finden sich also wieder vorzugsweise bei Zellen mit stark zerschnürten Kernen. Von 121 polymorphkernigen N. und Eos. einer myeloiden Leukämie zeigten im Giemsa-Präparat 94 schöne Fortsätze, während solche nicht mit Sicherheit in 27 Fällen nachgewiesen werden konnten. Es handelte sich zumeist um Formen mit geringer Polymorphie. Das Cytomitom war bei dieser Tinktion nicht sichtbar. Positiver Prozentsatz 77,7%.

Die kleinen Leucocytenzahlen dürften vielleicht befremden, doch glaubte ich, mich bei dem über Erwarten günstigen Resultat der Fortsatzbefunde mit diesen Serien begnügen zu dürfen, um so mehr als das serienweise Durchsehen bei der Kleinheit und geringen Brechbarkeit der Objekte große Anforderungen an das Auge des Untersuchers stellt.

Im Verlauf der Untersuchungen ist es aufgefallen, daß gewisse Unterschiede an den Präparaten nachweisbar waren, je nachdem zur Fixierung die eine oder andre Methode verwandt wurde. Insbesondere war bei Sublimatfixation der Umstand merkwürdig, daß sich an Pflanzenzellen das Cytoplasma stark von der Zellmembran zurückzog, teilweise unter Bewahrung der Umrisse der letzteren, während dies bei andern Fixierungsmitteln (Carnoy, Flemming, Alkohol) nicht eintrat. Ich sah das Bild zum ersten Male bei Stauffacher an Polypodium vulgare und konnte den Eintritt der Veränderung konstant beobachten, wenn ich die Epidermis der Blattunterseite von Amaryllis formos. frisch der Einwirkung der Langschen Sublimatlösung aussetzte. Dies bewog mich, die Versuche in größerem Maßstab an menschlichen Blutleucocyten fortzusetzen, besonders weil bei derselben Fixierungsart die abgehenden Kernfäden anscheinend weniger deutlich und dünner waren als bei den andern angewandten Fixierungsmethoden, besonders Alcohol abs. und Methylalkohol.

Zunächst untersuchte ich die Wirkung der angewandten Fixierungsmittel auf die überlebenden Blutleucocyten. Die Versuchsanordnung war die denkbar einfachste. Ein kleiner Blutstropfen wurde in bekannter Weise (Ohrläppchen) entnommen und sofort auf den Objektträger gebracht, wo er sich ausbreitete. Dann stellte ich bei 1000facher Vergrößerung einen festhaftenden N. oder Eos. ein, der deutliche Locomotion zeigte. Dieser wurde in seinen Umrissen von Kern und Zelle mit Abbé gezeichnet und besondere Befunde, Kernhof, Kernbrücken, Menge und Verteilung der Granula, Brauchbarkeit der einzelnen Teile notiert.

Nun ließ man aus einer Pipette einen Tropfen der Untersuchungsflüssigkeit zufließen, der die R. reißend mitführte, während die festhaftenden Leucocyten am Platz verblieben. Die Zeit, die vom ersten Auftreffen der Flüssigkeit bis zum Eintritt der ersten sichtbaren Veränderungen am Versuchsobjekt verstrich, wurde durch eine zweite Person notiert. Ebenso besondere Vorkommnisse, Quellung einzelner Teile, Bewegungen des Kernes, Größen- und Gestaltsveränderungen, Verschwinden oder Deutlicherwerden von Kernbrücken, Veränderungen in der Brechbarkeit der Teile zu Protokoll gebracht.

Womöglich wurde gleich beim Auftreffen der Flüssigkeit ein Umriß aufgenommen. Ebenso stets nachdem die Einwirkung des Mittels auf die Zelle zum Stillstand gekommen war. Die bleibende Veränderung wurde dann als vorhanden angenommen, wenn weiteres Zufließenlassen des Reagens nicht mehr imstande war, sichtbare und graphisch darstellbare Größen- und Formveränderungen hervorzubringen, was je nach dem angewandten Mittel nach 3—10 Minuten sicher zu konstatieren war. Kontrolle nach $^1/_2$—1 Stunde und später ergaben die Richtigkeit dieser Beobachtung. Da ein Meßapparat nicht vorhanden war, stand als einzige exakte Methode die graphische Darstellung mit Abbés Zeichenapparat zur Verfügung.

Man muß dabei einige Vorsichtsmaßregeln beachten, wenn man keine Mißerfolge haben will. Einmal muß man den Leucocyten Zeit lassen, sich am Glase festzusetzen und auszubreiten, was während der Zeit des Aufsuchens, genauen Einstellens und Skizzierens der Versuchsobjekte meist der Fall ist. Dann ist es vorteilhaft, einen Leucocyten zu wählen, der am Objektträger und nicht am Deckglase sitzt, weil er hier vom Flüssigkeitsstrome leichter weggespült werden kann, wirkt doch sein eignes Gewicht gegen die Anheftung. Bei dieser Versuchsanordnung ist es unmöglich, die Leucocyten zu quetschen, wenn man mit der Ölimmersion vorsichtig umgeht. Ich kann dies durch eine Beobachtung beweisen, die ich später beim Literaturstudium schon bei M. Schultze (1) gefunden habe. Der ausgebreitete Leucocyt erfüllt nämlich niemals den ganzen capillaren Raum zwischen Deckglas und Objektträger, wenn auch seine Dicke zufolge der Bewegung gewissen Schwankungen unterliegt. Wie ich oben schon bemerkte, werden die R. von dem Flüssigkeitsstrom, der bei der geneigten Stellung des Objekttisches eine erhebliche Geschwindigkeit erhält, wirbelnd fortgeschwemmt. Ein Teil weicht neben dem Leucocyten aus, ein andrer wird regelmäßig über ihn hinweggeschwemmt, ein Umstand, der der Beobachtung der Leucocyten nicht sehr günstig ist, weshalb ich später dieselben Untersuchungen am wagerechten Tisch wiederholte, wobei keine so starken Ströme gesehen wurden. Jedenfalls ist zwischen Leucocyt und Deckglas noch reichlich Platz für einen R., so daß eine Quetschung ausgeschlossen erscheint. Auch im Ruhezustand erreichen die allerwenigsten Leucocyten beide Glaswände, wie ich mich wiederholt an wegrollenden Objekten überzeugen konnte. Die Untersuchungsflüssigkeit wirkt also von allen Seiten ausgenommen die Unterlage, auf den Leucocyten ein.

Zur Untersuchung gelangten: Alcohol absolut., Methylalkohol und Sublimatlösung nach Lang, Apáthys Sublimat-Alkohol (nur als Kontrollflüssigkeit), Formol 4%, Carnoys Gemisch, Chromsäure 1%.

Das Material stammte von vier gesunden Personen, zwei männlichen und zwei weiblichen Erwachsenen, die wiederholt zu den Untersuchungen herangezogen wurden. Zeigte ein Präparat Veränderungen an den R., so wurde es als unbrauchbar nicht verwandt.

Ich fand folgende mehrfach kontrollierte und verifizierte Veränderungen:

1) Alcohol absolut. und Methylalkohol.

Da ich einen Unterschied in der Wirkungsweise dieser beiden Flüssigkeiten nicht auffinden konnte, rechtfertigt sich eine gemeinsame Beurteilung; es gelten die Resultate also für beide Fixationsmittel.

Erste Veränderungen. Manchmal unmittelbar nach Auftreffen des Alkohols, zuweilen auch erst nach 1—5 Sekunden, treten die ersten sichtbaren Veränderungen auf in Form von Verkleinerung des Zellvolumens, und zwar scheinen Kern und Protoplasma in derselben Zeit und zunächst im gleichen Maße an der Verkleinerung teilzunehmen. Während aber der Kern, dessen äußerer Kontur deutlicher wurde, schon nach wenigen Sekunden keine sichtbare Gestalts- und Umfangsveränderung mehr erlitt, schritt die Volumenveränderung des Cytoplasmas noch einige Zeit weiter. Das Cytoplasma zog sich gewissermaßen um den Kern herum zusammen. Diese Volumenveränderungen gingen langsam, fast unmerklich vor sich und kamen nach etwa 10 bis 20 Sekunden zum völligen, nicht weiter zu beeinflussenden Stillstand. Die Form der Leucocyten und ihrer Kerne war bis auf kleine Abweichungen in der Begrenzung, kürzer und schmaler werden von vorgestreckten Protoplasmazungen, breiter werden von sichtbaren Verbindungen einzelner Kernabschnitte, gleich geblieben, insbesondere habe ich das Übergehen eines vorher ausgebreiteten Leucocyten in das sphärische Ruhestadium beim Auftreffen des Alkohols nicht wahrgenommen, was ich darauf zurückzuführen geneigt bin, daß der Alkohol die Zellen abtötet, bevor sie imstande sind, ihre natürlichen Abwehrmittel gegen Schädigung von außen in Tätigkeit zu setzen.

Neben diesen Formveränderungen gehen zu gleicher Zeit Änderungen in der Brechbarkeit der einzelnen Teile einher. Der Kern wird deutlicher und ist bald teilweise, bald ganz von einem stärker lichtbrechenden Hofe umgeben. Der Kern läßt im Innern dunklere und hellere Partien von granulärer und streifiger Form erkennen. Ab und zu durchsetzte ein vom Kern ausgehender, deutlich doppeltkonturierter Faden den Kernhof, um zwischen den Granulis des Cytoplasmas zu verschwinden. Die Granula des Cytoplasmas treten als hell lichtbrechende, gleichgroße kugelige Gebilde deutlich aus der matten Zwischensubstanz hervor. Diese selbst erscheint durch das Näherrücken der Granula aneinander als kaum noch wahrnehmbares Netz im Zellleib. Die Granula stehen am dichtesten in der Peripherie der Zelle, spärlicher um den Kern.

Die Stellung des Kernes in der Zelle ist eine exzentrische, meist so, daß die Konvexität des im übrigen mannigfach gegliederten Kernstabes dem einen Zellrande genähert ist und diesem annähernd parallel verläuft.

An der Peripherie des Kernes stehen deutliche dunklere kugelige Gebilde von der Größe von Zellgranulis, von diesen aber durch das optische Verhalten, geringere Brechbarkeit, sicher zu unterscheiden. Diese Körnchen lassen zwischen sich breitere oder schmälere Partien der Kernperipherie frei. Von solchen Partien gehen die erwähnten, den Hof peripherwärts durchsetzenden feinen Fäden aus, die optisch auch dasselbe matte Aussehen darbieten, wie die Zwischensubstanz des Kernes. Eine kontinuierliche Begrenzung des Kernes nach außen war dagegen niemals nachweisbar.

Die Verhältnisse sind nur deutlich an gut ausgebreiteten (aber nicht gequetschten) Objekten, während an kugeligen Leucocyten die Aussicht auf den Kern durch die zahlreichen stark lichtbrechenden Zellgranula für feinere Details verdeckt wird. Insbesondere ist die Kerngrenze nicht deutlich optisch zu differenzieren.

2) Sublimatlösung nach Lang[1].

Kurz nach dem Auftreffen (2—3″) beginnt das Zellvolumen sich zu vermindern. Ganz besonders aber nimmt die Größe des Kernes ab. Er tritt deutlich als scharf konturierter, stark lichtbrechender Körper aus dem Zellleib hervor. Dabei erleidet seine äußere Form die mannigfachsten Veränderungen; Einschnürungen, Verklumpungen von größeren Kernpartien sind regelmäßig zu sehen. Selbst völlige Abschnürung von einzelnen Kernpartien schien vorzukommen, doch kann ich dies bei der anerkannten Feinheit der Verbindungen nicht strikte behaupten. Die Kernperipherie hebt sich scharf als kontinuierlicher dunklerer Streifen gegen den Zellleib ab, während im Innern des Kernes neben dunkleren, balken- und schollenförmigen Partien ab und zu helle kugelige Gebilde verschiedener Größe entstehen, die wie Blasen aussehen und am besten in ihrem Auftreten und Aussehen mit lokalen Quellungen verglichen werden können. Der ganze Vorgang erweckte jedesmal den Eindruck, als gingen schwere Strukturveränderungen im Kern vor.

---

[1] $HgCl^2$ 7,0, Aq. dest. 100,0, Eisessig 1,0.

Der Kern tritt dabei aus seiner exzentrischen Stellung im Leben mehr gegen die Mitte der Zelle. Der ganze Leucocyt verliert seine polygonale Außenbegrenzung und nähert sich im optischen Querschnitt mehr oder weniger der Kreisform, körperlich also der Kugelform.

In einigen Fällen sah ich dem Auftreffen des Sublimats eine ganz enorme Quellung der ganzen Zelle, besonders aber des Kernes folgen, der zu einem mit zahlreichen Buckeln besetzten, matt durchscheinenden Körper wurde, der nach Erreichung eines maximalen Volumens wieder zu schrumpfen begann, um im fixierten Zustand ein Gebilde zu repräsentieren, das in Form und Größe nicht mehr viel mit dem lebenden Kern gemeinsam hatte. Deutlich war auch hier die scharfe Grenze des Kernes gegen das Cytoplasma. Daß diese Zerstörung einer Sublimatwirkung entspricht, scheint mir daraus zu erhellen, daß ich sie bei andern Fixierungsarten nie beobachtete, daß sie dagegen auch bei Sublimatalkohol gelegentlich eintrat, und daß sie in kleinem Maßstab regelmäßig in der Form der oben erwähnten circumskripten hellen Bläschen im Kern zu sehen war. Ob es sich dabei um physikalische Vorgänge (Quellung, Lösung) oder chemische Änderungen der Konstitution handelt, entzieht sich meiner Kenntnis.

3) Sublimat-Alkohol nach Apáthy.

Er gelangte nicht etwa als besonders gutes Fixierungsmittel zur Anwendung, sondern nur aus dem Grunde, die Wirkung des Sublimats in alkoholischer Lösung zu beobachten.

Die ersten Veränderungen zeigten sich sofort beim Auftreffen der Flüssigkeit.

Auch hier in einzelnen Fällen ein enormes Aufquellen des Kerns, das so rasch erfolgt und wieder zurückgeht, daß ein Festhalten in der Skizze kaum möglich ist. In der Folge starke Volumverminderung der Zelle, woran Kern und Cytoplasma gleichermaßen beteiligt, ab und zu das letztere verhältnismäßig stärker. Der deutlich in seiner Form veränderte Kern zeigt opakes Aussehen. An seinem Rand stehen dichtgedrängt dunkle Körnchen, so daß ein fortlaufender Kontur zu bestehen scheint.

Einmal sah ich beim Auftreffen des Reagens eine kleine granulafreie Protoplasmazunge auf der gegenüberliegenden Seite der Zelle rasch sich vorstrecken. Ob es sich dabei um Ursache und Wirkung oder ein bloßes zeitliches Zusammentreffen handelte, kann ich nicht entscheiden. Immerhin erfolgte das Vorstrecken wesentlich rascher, als ich es vorher an derselben Zelle als Lebenserscheinung beobachtet hatte.

Der Kern zeigt wohl starke Volumverminderung, aber keine gegenüber dem Leben so stark veränderte Form, wie bei Einwirkung des Sublimats in wässeriger Lösung.

4) Formol in 4%iger wässeriger Lösung.

Die ersten Veränderungen erfolgten frühestens 3 Sekunden nach Auftreffen des Fixierungsmittels. Kern und Protoplasma ziehen sich langsam gleichmäßig und in geringem Grade zusammen. Die äußere Form geht oft in Kugelgestalt über, wie wenn die Zelle noch Zeit hätte, sich vor dem Einfluß von außen etwas zu schützen. Die Granula treten deutlich, scharf hervor. Die Begrenzung des Kernes nach außen konnte ich nicht mit der wünschbaren Deutlichkeit festhalten, wegen der darüber gelagerten Zellgranula.

5) Carnoys Gemisch[1], das pflanzliche Organismen ausgezeichnet fixiert[2], verursacht bei unserm Objekt eine ganz hochgradige Schrumpfung beider Zellanteile. Die Granula werden ebenfalls sichtbar kleiner. Der Kern verschwindet optisch beinahe, weil er die Brechbarkeit des Cytoplasmas annimmt. Er hat einen stellenweise sehr deutlichen dunklen Saum und helleres Centrum. Weitere Details sind nicht erkennbar.

6) Chromsäure in 1%iger wässeriger Lösung ruft von den untersuchten Flüssigkeiten die schwersten Veränderungen an den Leucocyten hervor. Ein eben noch bewegungsfähiger, wohl ausgebreiteter Leucocyt reduziert sich in einigen Sekunden (bis 20) auf kaum $^1/_4$ seines ursprünglichen Volumens. Er stellt dann ein mehr oder weniger rundes, scharf umrandetes Klümpchen dar, in dessen Innerm einige scharf begrenzte glänzende Schollen den Kern repräsentieren

Über Osmiumsäure, deren hervorragende gestaltfixierende Eigenschaften von einigen Forschern[3] hervorgehoben werden, fehlen mir leider eigne Beobachtungen an lebenden oder überlebenden Leucocyten bis heute.

Aus vorstehenden Versuchen läßt sich meines Erachtens schließen:

1) Alle diese flüssigen Fixierungsmittel verändern Form und Größe des lebenden Leucocyten, und zwar Kern und Cytoplasma.

2) Kern und Cytoplasma werden nicht immer im selben Grade, sondern verschieden stark beeinflußt.

---

[1] Alkohol 6, Chloroform 3, Eisessig 1 Teil.

[2] Stauffacher (54).

[3] Siehe bei Besprechung der Literatur. S. 180, 183.

3) Nach dem Grade der Abweichung vom normalen Aussehen der Leucocyten läßt sich folgende Reihe aufstellen:

Geringste Veränderung: Alcohol abs. und Methylalkohol,
Formol 4%ig, wässerig,
Sublimatalkohol,
Sublimat wässerig,
Carnoys Gemisch,
schwerste Veränderung: Chromsäure 1%.

Die Fixierung in Alcohol abs. oder Methylalkohol würden also die geringste äußere Schädigung unsres Objekts verursachen, während die wässerige Sublimatlösung zu viel ungünstigerem Endresultat führen würde. Formol wäre in dieser Beziehung vorzuziehen. Alkoholische Sublimatlösung zeigte die Sublimatwirkung rascher, aber im Endresultat (vielleicht durch die hemmende Wirkung des Alkohols?) in geringerem Grade.

Carnoys Gemisch und 1%ige Chromsäure fallen in ihrer verheerenden Wirkung auf vorliegendes Objekt außer Betracht.

Im ferneren erweist es sich, daß Alkohol viel rascher fixiert, als wässerige Flüssigkeiten. Dieser Umstand dürfte bei den guten Resultaten, was Erhaltung der Form anbelangt, in Betracht zu ziehen sein (siehe auch spätere Ausführungen bezüglich Osmiumsäure, Blausäure, Literatur S. 180ff).

Die rasche Diffundierbarkeit des Alkohols wird wohl der Grund dieser Erscheinung sein.

Die am lebenden Objekt gemachten Beobachtungen wurden dadurch kontrolliert, daß Blutausstriche derselben Versuchsperson in derselben Sitzung nach kurzem Lufttrocknen gleich lange mit den verschiedenen Lösungen fixiert wurden. Das Vergleichsmaterial ergab sich dadurch, daß Methylenblau- und Alaunkarminpräparate von allen Fixierungsmethoden angefertigt und mit dem Abbéschen Zeichenapparat die Umrisse von Zelle und Kern bei möglichst vielen Leucocyten aufgenommen wurden.

Als weitere Fixierungsmethoden kamen noch hinzu Äther-Alkohol[1] nach Nikiforoff, Osmiumsäure 1%ig und Hitzefixation nach der Rubinsteinschen Modifikation der Ehrlichschen Vorschrift.

Einmal ergab sich, daß die Färbung selbst auf die Form und Größe der Kerne und der ganzen Leucocyten keinen Einfluß mehr ausübte, indem bei derselben Fixierungsmethode alle angewandten Färbungen gleiche Resultate ergaben. Also war die Fixierung durch die vorstehende Versuchsanordnung bei allen Flüssigkeiten erreicht. Es fanden sich in der Mehrzahl die Leucocyten in »Ruhestellung«, was wohl in erster Linie dem, wenn auch kurzen Lufttrocknen vor dem Fixieren zuzuschreiben ist.

---

[1] Äther, Alkohol $\widehat{aa}$.

Darum ließen sich die Resultate am gefärbten Präparat auch nicht ohne weiteres mit den oben beschriebenen in Parallele setzen, wo das Reagens auf die noch lebende Zelle einwirkte. Die Unterschiede sind darum auch beim gefärbten Präparat geringere, wenn sie auch noch deutlich genug sind, um gewisse prinzipielle Unterschiede in den Fixierungsmethoden erkennen zu lassen. Selbstverständlich war es auch nicht möglich, die Präparate vor der Fixierung zu untersuchen und zu zeichnen, sie können also nur untereinander verglichen werden.

Alcohol abs. und Methylalkohol zeigten auch hier die besten Bilder. Am Kern unterscheidet man deutlich zwei verschieden gefärbte Partien, eine dunkle und eine helle. Die erstere setzt sich zusammen aus intensiv gefärbten dunklen, kugeligen Körnchen, die in einer etwas heller, aber immer noch stark basisch gefärbten Grundsubstanz ruhen. Sie sind in Reihen und Gruppen angeordnet. Zwischen diesen Reihen und Gruppen durchzieht den Kern ein kaum gefärbtes Netz seitlich scharf begrenzter, miteinander anastomosierender Bahnen, das oft an die Oberfläche herantritt und an vielen Kernen die beschriebenen Kernbrücken mit scharfer Kontur und dunklem Endpunkt erkennen läßt. Daran schließt sich ein gut gefärbtes Cytomitom mit dunklen Netzknotenpunkten. Zellgranula sind mit seltenen Ausnahmen nicht gefärbt (jugendliche Leucocyten namentlich im Knochenmark). Die Granula der Eos. erfüllen als stark lichtbrechende Kugeln die Maschen des Cytomitoms.

Der optische Rand des Kernes erscheint also abwechselnd von dunklen und hellen Partien gebildet zu werden. Eine Kernmembran ist nicht nachweisbar. Häufig dagegen wird der helle Hof in verschiedener Ausdehnung und in wechselnder Breite gefunden.

Die Formolpräparate zeigen im großen und ganzen die gleichen Verhältnisse. Nur scheint es, als ließen sich die beiden den Kern zusammensetzenden Substanzen nicht so leicht voneinander trennen, weil der Farbenunterschied ein geringerer ist. Das Cytomitom ist deutlich gefärbt.

Sublimatalkohol läßt am Kern einen intensiv gefärbten Chromatinanteil von einem kaum tingierten, scharf begrenzten Netz unterscheiden. Dort, wo das achromatische Netz die Kernoberfläche erreicht, wird es von Chromatinschollen überhöht, so daß zwischen zweien von diesen eine kleine Einsenkung entsteht. Es erweckt dadurch den Anschein, als sei die achromatische Substanz an Volumen mehr reduziert als das Chromatin nebst seiner Grundsubstanz. Einzelne Körnchen sind im chromatischen Anteil nicht wahrzunehmen. Die Kerngrenze ist bis auf die angegebenen Einziehungen eine kontinuierlich intensiv gefärbte. Der helle Hof um den Kern, der meist sehr deutlich ausgeprägt ist, läßt die Kerngrenze besonders scharf hervortreten. Kernbrücken waren nur sehr spärlich und in sehr zarten Exemplaren zu sehen. Das basophile Cytomitom konnte ich nicht deutlich darstellen.

Die Zellen selbst sind durchweg kleiner als bei Alkohol- oder Formolfixation.

Bei stark polymorphen Kernen fehlen häufig die feinen Verbindungsfäden zwischen den einzelnen Kernabschnitten.

Sublimat wässerig. Die Form der Kerne ist gegenüber dem Leben wesentlich verändert. Einspringende Ecken, im Winkel gebogene Konturen sind sehr häufig. Ein intensiv gefärbter (Chromatin-) Anteil hebt sich in Schollen und Schlingen scharf von einem ungefärbten, schmalen intranucleären Netze ab, das hier und da zu kleineren und größeren vacuolären Bildungen sich erweitert. Die Kontur des Kernes ist scharf gegen das Cytoplasma abgehoben und bis auf kleine Unterbrechungen, denen ab und zu eine schmale Kernbrücke entspricht, intensiv gefärbt, so daß eine anscheinend kontinuierliche Begrenzung resultiert. Das Cytomitom ist andeutungsweise und nicht konstant darstellbar.

Isolierte Kernstücke konnte ich öfters beobachten.

Das Zellvolumen ist gegenüber dem Leben wesentlich reduziert. Der Kern scheint mindestens ebenso an dieser Reduktion beteiligt zu sein wie das Cytoplasma. Der schmale Kernstab liegt fast stets mehr oder weniger central in der Zelle.

Carnoys Gemisch und Chromsäure ergaben, wie zu erwarten stand, für die Beurteilung vorliegender Verhältnisse unbrauchbare Resultate.

Äther-Alkohol nach Nikiforoff führte eine starke Reduktion des Zellvolumens auf Kosten des Cytoplasmas herbei, wodurch der relativ große Kern stets mit einem Teil seiner Peripherie dem Rande der Zelle anzuliegen kam.

Das Chromatin des Kernes erscheint in Balken und Schollen verteilt, Körnchen sind nicht erkennbar. Das achromatische Netz tritt hier und da in Form von kleinen hellen Bläschen zutage, ist im übrigen als feines Maschenwerk zu sehen, das sich aber durch die Färbung nur undeutlich vom Chromatin abhebt. Kernbrücken habe ich nur in Ausnahmefällen gesehen.

Das Cytomitom ist sehr deutlich basophil gefärbt, mit scharf hervortretenden Knotenpunkten. Die Maschen sind entsprechend der Reduktion des Cytoplasmas sehr eng. Es fällt auf, daß nur die polymorphkernigen Leucocyten eine so intensive Volumreduktion erfahren, während die Lymphocyten mit ihrem von vornherein schmalen Protoplasmasaum schön erhalten sind. Der äußere Kontur der polymorphkernigen Leucocyten ist kein runder, sondern mehr polygonal.

1%ige Osmiumsäure reduziert das Gesamtvolumen nur mäßig. Der Kern zeigt weiche Formen und nimmt meist exzentrische Lage ein. Die beiden Komponenten des Kernes sind fast gleich stark gefärbt, so daß der Kern ein mehr gleichmäßig gebautes Aussehen erhält. Das Cytoplasma färbt sich mit basischen Farbstoffen ebenfalls stark mit. Diese beiden von den andern Fixierungsmitteln abweichenden Erscheinungen könnten mit einer chemischen Konstitutionsänderung unter der Einwirkung der fixierenden Säure zusammenhängen und würden ein Gegenstück zu der bekannten Tatsache ergeben, daß höhere Grade der Hitzefixation bei folgender Färbung eine erhöhte Acidophilie erkennen lassen, die sich doch wohl nur durch chemische Veränderungen an den Zellen selbst erklären läßt.

Ein Cytomitom war infolgedessen bei Osmiumfixierung nicht darstellbar. Dagegen sah ich häufig Kernbrücken in bekannter Art vom Kern zum Cytoplasma verlaufen. Abgeschnürte Kernstücke sah ich nur in ganz vereinzelten Exemplaren. Auch feine Verbindungsfäden waren sehr gut erhalten.

Hitzefixation. Bei geringeren Graden und kürzerer Dauer (2—3 Minuten bei 110° C) waren die Zellen mäßig verkleinert, fast alle in Ruhestellung. Die Kerne stehen dabei teils mehr central, teils exzentrisch. Die Konturen des Kernes hier und da eingekerbt mit scharfen Biegungen. Kernbrücken ziemlich häufig. Das Cytomitom ist nicht oft deutlich tingierbar. Die beiden Kernanteile deutlich in der Farbe verschieden. Chromatin in einzelne Körnchen auflösbar. Der Rand des Kernes ist nicht kontinuierlich, sondern zwischen den Chromatinkörnern treten Teile des ungefärbten Caryomitoms an die Oberfläche.

Bei stärkerer und länger dauernder Hitzefixation (5 Minuten und länger bei 140°) wurde die Färbbarkeit des chromatischen Anteiles des Kernes geringer, und der Unterschied zwischen ihm und dem Caryomitom war undeutlicher, aber doch noch gut erkennbar. Nimmt man an, daß es saure Komponenten sind, die den basischen Farbstoff besonders an sich ziehen, so könnte man sich dieses Verhalten so erklären, daß die in Frage kommende Säure bei der erwähnten Temperatur von 140° flüchtig wird oder dissoziiert ist und damit chemisch nicht mehr als saure Komponente wirksam wäre, während diese Eigenschaft bei 110° noch erhalten ist.

Wir sehen also, daß zur Darstellung der in Rede stehenden feinen Strukturelemente die eine Fixierungsmethode, die heute für die Darstellung feiner und feinster Zellstrukturen beliebt ist, die Sublimatfixierung, ungünstig ist. Ich kann mich des Eindrucks nicht enthalten, daß wir es bei der Einwirkung von Sublimat auf die Blut- und Knochenmarkausstriche mit schweren Schädigungen im Sinne der unregelmäßigen Schrumpfung zu tun haben, die zum Aufsehen bei der Beurteilung von sublimatfixierten Ausstrichen mahnen. Es stehen uns zu unserm Zweck entschieden bessere Methoden zur Verfügung. Die besten Resultate geben Alcohol abs. und Methylalkohol. Es folgen Hitzefixation, Osmiumsäure, Formol in wässeriger Lösung. Mit Äther-Alkohol, Carnoys Gemisch und Chromsäure konnte ich keine brauchbaren Resultate erreichen. Apáthys Sublimat-Alkohol kam nur als Vergleichsobjekt in Frage.

Prinzipiell gelange ich also auf beiden Wegen zum selben Ergebnis, der Minderwertigkeit der Sublimatfixation gegenüber Alkohol für unser Objekt.

Ich füge bei, daß die Intensität der Tinktion bei derselben Fixierungsart in gewissen Grenzen wechselt, wie das ja allbekannt ist, daß man also nicht von einer einzelnen Zelle aus sich ein Urteil bilden kann, sondern erst durch stetes Vergleichen und Abwägen vieler Beobachtungen zu einem einigermaßen brauchbaren Resultat gelangt. Da ich ähnliche Zusammenstellungen an homologem Material in der Literatur über menschliche Leucocyten nicht gefunden habe, so glaubte ich mich zur Veröffentlichung der Resultate berechtigt in der Hoffnung, daß sie von andrer Seite nachgeprüft würden, um entweder Bestätigung oder Modifikationen zu erfahren.

Im ferneren glaubte ich damit der Erkenntnis von der Existenz der oben geschilderten Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma eine Stütze zu bieten, indem durch die obigen Ausführungen zusammen mit den Färberesultaten dargetan ist, daß das Vorkommen der in Rede stehenden Strukturelemente prinzipiell weder von der Art der Fixierung noch der Tinktion abhängt, also wohl auch kein durch technische Maßnahmen hervorgezauberter Artefakt sein kann, sondern mit den schon an der lebenden Zelle gefundenen gleichgewerteten Strukturteilen zu identifizieren ist. Graduell allerdings übt die Fixierungsmethode im oben angegebenen Sinn einen bestimmenden Einfluß auf die Mächtigkeit und Sichtbarkeit der Kernbrücken aus.

Literatur.

In folgender Literaturübersicht konnte es sich nicht darum handeln, auch nur die größere Mehrzahl der einschlägigen Arbeiten genau durchzugehen. Zeit und Umstände gestatteten es mir nicht, die ins Riesenhafte angewachsene Literatur über den Gegenstand zu überblicken. Ich mußte mich damit bescheiden, die grundlegenden Arbeiten zu berücksichtigen und vom Rest das mitzunehmen, was mir erreichbar war. Verbindungen zwischen Teilen des Kernes und des Cytoplasmas sind bei den verschiedensten Objekten gesehen und beschrieben worden. Eine Sichtung und Zusammenstellung der bezüglichen allgemeinen Literatur findet sich bei STAUFFACHER (54). Mich soll im ferneren nur die Leucocytenliteratur beschäftigen.

Zunächst wären die mir zugänglichen Beobachtungen an lebenden Leucocyten zu erwähnen, die Kernstruktur und die Art der Bewegung des Kernes bei Locomotion, dann die Begrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma mit eventuellen meinen Befunden entsprechenden Tatsachen. Die Organisation des Cytoplasmas (Centrosom) und soweit einschlägig die Granulalehre.

LIEBERKÜHN[1] war nach M. SCHULTZE (1) der erste, der die Bewegungen weißer Blutkörperchen näher beschrieb, nachdem DUTROCHET (1824), WALLER (1846) den Durchtritt von Leucocyten durch Gefäßwände beschrieben, WHARTON JONES denselben Zellen aktive Beweglichkeit zugeschrieben hatten.

SCHULTZE selbst fand schon, daß das Optimum für die Beweglichkeit für menschliche Blutkörperchen zwischen 36 und 40° C, also bei Körpertemperatur eintritt und daß auch der Charakter der Bewegungen ein andrer war als bei niedrigeren Temperaturen, indem nur bei diesen Temperaturen sichtbare Ortsveränderungen zu sehen waren. Er konstatierte schon das gute Anhaften der Leucocyten am Glas, das Ausbreiten, das Vorschieben eines körnchenfreien Saumes oder einzelner homogener Fortsätze (Pseudopodien) S. 9: »Kurz gesagt, die farblosen Blutkörperchen kriechen zwischen den roten wie Amöben umher, bald frei an der Glasfläche sich anschmiegend, bald in einen Haufen roter Blutkörperchen eintretend und die einzelnen auseinanderdrängend« (vgl. dazu meine Fig. 5, Taf. III). Die Körperchen sind in der Ruhe stark lichtbrechende, scharf begrenzte kugelige Gebilde, »die sich während des Kriechens zu einer dünnen, stellenweise von den zartesten Konturen begrenzten, vielgestaltigen Platte« ausbilden. Der Rest der Zelle rückt in der Richtung der ausgesandten Fortsätze vor. »Die feinkörnige Substanz des Körperchens, das Protoplasma, ist dabei in fortwährender, mit den Formveränderungen Hand in Hand gehender Bewegung und wo ... die Granula des Innern stark lichtbrechend ... sind, bieten diese in ihrer wie fließenden Bewegung ... ein deutliches Bild der inneren Veränderungen im Protoplasma. Auch die Kerne ... sind bei diesen Bewegungen manchmal zu verfolgen. Meist zeichnen sie sich bei gleicher Lichtbrechung wie das Protoplasma von diesem wenig scharf ab. Mit sehr guten ... Linsen erkennt man jedoch den Kern oftmals, wenn auch nur undeutlich begrenzt, namentlich in den dunkel granulierten Körperchen, wo er sich als heller Fleck zu erkennen gibt, und hier kann man seine von den Formveränderungen abhängigen Wanderungen von einem Ende der Zelle zum andern beobachten.« Dann erwähnt SCHULTZE das feste Haften der kriechenden Leucocyten, so daß selbst bei Strömungen, die das ganze Gesichtsfeld in die größte Aufregung versetzten, die kriechenden Körperchen stets ihren Platz behaupteten. SCHULTZE (1) bemerkt dann bezüglich der Körnchen der grob granulierten (Eos. Verf.) Zellen, daß ihre Bewegung »im übrigen keine hin- und rückfließende ist, wie ich hier ausdrücklich hervorhebe, sondern nur nach einer Richtung verlaufende, entsprechend derjenigen, nach der sich das Protoplasma selbst bewegt«. SCHULTZE will auch Zellen mit beiderlei, feinen und groben, Granulis beobachtet haben (vgl. dazu meine Ausführungen S. 126). Der Stillstand der Bewegung erfolgt nach SCHULTZE in einer beliebigen, gerade angenommenen Form bei 50—55 C.

---

[1] J. MÜLLERS Archiv, 1854, S. 11.

Von dieser klassischen Schilderung weichen die wenigsten späteren Autoren prinzipiell ab. GRÜNBERG (32, S. 306, 336) erklärt die Pseudopodien zwar als Quetschungserscheinungen und Artefakte (Austrocknung), dürfte aber mit dieser Ansicht allein stehen. Genauer studierte RANVIER[1] beim Axolotl die Bewegungen des Leucocytenkernes, wobei er die vorübergehende Einschnürung des runden bis ovalen Kernes, mit späterem Zurückkehren zur ursprünglichen rundlichen Form sah. Daneben will er aber auch völlige Trennung von Kernteilen mit oder ohne Nucleolen beobachtet haben.

---

[1] RANVIER, Traité technique d'histologie. Zit. nach NEUMANN (36).

Flemming, zitiert bei Neumann (36, S. 48), sagt, daß er verschiedentlich gesehen habe, »daß Zellen mit stark polymorphem, in verschiedene Lappen zerschnürtem Kern in einen mehr ausgerundeten Zustand des Kerns zurückfallen können« und erklärt die Leucocytenkerne »für je nach dem Zustande der Zellen sehr variable Gebilde«. Dieselbe Beobachtung bei Metschnikoff[1]. Wenn Neumann (36) darauf sein System von der einheitlichen Genese der sämtlichen menschlichen Blutleucocyten aufbaut, so schießt er damit meines Erachtens weit über das Ziel hinaus; eine Auffassung, die Naegeli (48) deutlich genug ausspricht und die durch die neueste Arbeit von Brugsch und Schilling (52) an lebenden Blutleucocyten bei Dunkelfeldbeleuchtung gestützt wird. Die letzteren Autoren fanden, daß geringfügige Einschnürungen des polymorphen Leucocytenkernes durch die Bewegung ausgeglichen und völlig aufgehoben werden können, daß dagegen »echte Segmente« des Kernes, die nur mehr durch feine Verbindungen, von Brugsch und Schilling »Kernfäden« genannt, zusammenhängen, nie mehr der Hauptmasse des Kernes wieder angegliedert werden und mit ihr verschmelzen. Sie kommen damit zu der Aufstellung des Satzes von der »Konstanz der echten Kernsegmente«. Sie kommen aber auf Grund dieser Überlegung zur Ablehnung eines Kriteriums für das Alter bzw. die Jugend der Leucocyten, das sich bei den Hämatologen eingebürgert hatte und auf dem Prinzip beruhte, daß junge Zellen runde bis ovale, alte dagegen polymorphe Kerne besitzen sollten. Die Autoren sehen in stark segmentierten Zellen (Brugsch und Schilling [52] S. 332) »nur solche, die bei einer gewissen Reife Gelegenheit zu lebhafteren Bewegungen gehabt haben«. Als eigentlichen Segmentierungsgrund geben sie die amöboide Bewegung an, ohne diese Anschauung näher zu begründen.

Nach Pappenheim (25) soll aber gerade der Umstand, daß Leucocyten in der Ruhe ihre polymorphen Kerne beibehalten, ein Beweis dafür sein, daß die Polymorphie kein Zeichen für die Locomotion sei, besonders weil diese Zellen bereits im Knochenmark ihren polymorphen Kern besitzen. S. 50.

Pappenheim stützt sich dabei auf den einfach bleibenden Kern der auch wandernden Lymphocyten.

Darüber, ob der Kern imstande sei, unabhängig vom Cytoplasma

---

[1] Metschnikoff, Festschrift für Virchow. Bd. II.

Bewegungen auszuführen, oder ob er passiv von letzterem gedrückt und geschoben werde, sind die Meinungen geteilt. Wer den Kern für ein für sich abgeschlossenes Ganzes hält, kann die erste Ansicht vertreten, sofern er dem Kern als Lebenserscheinung Contractilität wenigstens für einen Teil seiner Masse vindiziert, sonst muß er dem Kern bei der Bewegung eine passive Rolle zuschreiben. Der Hauptvertreter der letzteren Richtung dürfte zurzeit M. HEIDENHAIN (50) sein (vgl. meine Ausführungen auf S. 128ff). Er verlegt das mechanische Centrum der Zelle in das Centrosom, von wo aus mit Hilfe eines centrierten Radiensystems die Bewegung geleitet wird. Den Kern läßt er keine aktive Rolle bei der Bewegung spielen. Seine Form- und Ortsveränderungen rühren von den Pressungen und dem wechselnden Drucke her, den das Cytoplasma auf ihn ausübt. Damit stellt er naturgemäß jede organische Verbindung des Kernes mit dem umgebenden Cytoplasma in Abrede, was wohl als prinzipieller Gegensatz zu den oben von mir angeführten Befunden gelten kann. Dieselbe Ansicht wie HEIDENHAIN vertreten NEUMANN (36) S. 49, RANVIER, zitiert nach NEUMANN, ARNOLD, DECKHUIZEN, JOLLY bei NEUMANN (36), S. 49.

Eine aktive Beweglichkeit schreibt u. a. LAWDOWSKY (5) dem Leucocytenkern zu, S. 82ff. Die Formveränderung des Kernes ist eine aktive Bewegung, buckelartige Vorwölbungen treten auf und verschwinden wieder (RANVIER), oder es tritt Spaltung in mehrere Schenkel ein, »die kürzer und dicker werden und so zusammenfließen und sich ausgleichen«. (Falsche Kernsegmente nach BRUGSCH und SCHILLING [52].) LAWDOWSKY verlegt das Zellenleben in den Kern. Die Bewegungen sind im Gegensatz zu RANVIER und FLEMMING nicht Vorbereitungen zur direkten Teilung. — FLEMMING (8) stellt übrigens S. 277 die amitotische Teilung gar nicht als Regel hin; man darf nicht — wie es wohl manchmal geschieht — glauben, »daß jede Wanderzelle, die einen stark polymorphen, in mehrere Lappen zerschnürten Kern hat, nun auch immer der Kernfragmentierung entgegengehen, und sich gar nachher selbst teilen würde. Daß solche Formen vielmehr wieder in einen mehr ausgerundeten Zustand des Kernes zurückfallen können, habe ich verschiedentlich an lebendigen Wanderzellen . . . verfolgt.« — Die Kerne kehren vielmehr zu den früheren runden oder ovalen Formen zurück. LAWDOWSKY meint . . . »Es ist also besser, anzunehmen, daß die Formveränderungen des Kerns unabhängig vom Zellenplasma (Cytoplasma STRASBURGERS), vielmehr abhängig von den Kräften, die in ihm selbst (vielleicht in dem Chromatoplasma STRASBURGERS) ihren Platz haben, entstehen«; er zitiert PEREMESCHKO, S. 85, der es für denkbar hält, daß der Kern (bei der Teilung) einer aktiven Änderung seiner Gestalt fähig sei. S. 84 bezeichnet Lawdowsky (5) direkt das färbbare Gerüst des Kernes als den Träger der Beweglichkeit, den kinetischen Anteil des Kernes, gegenüber der akinetischen Zwischensubstanz, von welch letzterer er später aussagt, S. 92, »daß der Kernsaft... wirklich eine akinetische Substanz sei, vielleicht eine Nutritionsmasse für die fädigen Gerüste, durch die er während der Teilung mehr oder weniger absorbiert werde« (!). Demselben Gedankengang scheint auch Pappenheim (25) zu folgen, wenn er schreibt (S. 77): So haben es die polynucleären Leucocyten ... in der Kernfragmentation weiter gebracht, wie die caryolytischen Myelocyten, ganz abgesehen davon, daß sie nucleinreicher sind, indem ihre Kerne sich des unnötigen und unzweckmäßigen(!) »Kernsaftes« gewissermaßen entäußert zu haben scheinen. Dazu bemerke ich, daß auch in den Kernen mit starker Polymorphie jederzeit mit Leichtigkeit neben dem Chromatin verschiedene »achromatische Gebilde darstellbar sind.

Ähnlich beschreibt Arnold (6) S. 233 Eigenbewegungen des Kernes unabhängig von denen des Protoplasmas, »indem er sich in die Länge zieht, ein Ende oder beide Enden aufrollt und Drehungen um die Längsachse ausführt oder da und dort Ausläufer aussendet.

Brugsch und Schilling (52) beobachteten (S. 332) die Bildung von echten aus falschen Segmenten durch Überdrehen der Brücken, was sich auch nur durch die Annahme eines aktiv frei beweglichen Kernes erklären ließe. Dabei wird nicht mitgeteilt, wie sich das Cytoplasma im Moment dieses Überdrehens verhielt, ob es die Bewegung teilweise mitmachte oder nicht. Nach Deetjen, zitiert Brugsch und Schilling, S. 332, soll amitotische Teilung des Kernes während der amöboiden Bewegung erfolgen können, was die zitierten Autoren durch Überhitzen und lange Beobachtungsdauer auch erreichen konnten. Schilling (53) hält (S. 431) den Kern mit Heidenhain für frei beweglich gegenüber dem mit dem Protoplasma verbundenen Centralapparat, wobei aber nicht gesagt ist, ob die Bewegungen des Kernes aktive oder passive sind.

Nach Weidenreich (bei Brugsch und Schilling, S. 330) beschränkt sich der Einfluß der amöboiden Bewegung auf die Gestaltung der Kernfigur nur darauf, »die Kernmasse innerhalb der Zelle umzulagern. Das **S**, die Schleife, die Spirale, sind nach Weidenreich durch die Zellbewegung veranlaßte Kernformen. Dagegen hat der Übergang von dem kompakt- in den gelapptkernigen Zustand nichts mit den mehr zufälligen (!) Protoplasmabewegungen zu tun, sondern muß auf besondere innere und gesetzmäßige Lebensvorgänge zurückgeführt werden«, was sich wohl nicht anders als durch aktive Formveränderung erklären läßt. In dieser Auffassung sind also beide Möglichkeiten vereinigt.

Alle vorstehenden Vorstellungen von der Kernbewegung haben den innerhalb des Cytoplasmas frei beweglichen Kern zur Voraussetzung, ohne welche sie nicht durchführbar sind.

Im Gegensatz dazu fand ich bei GRIESBACH (9) folgendes. Nachdem er dem Zellkern der Leucocyten von Acephalen keine konstante Lage in der Zelle zugeschrieben hat, fährt er fort (S. 73): »Seine Lageveränderung steht, wie ich zu glauben geneigt bin, mit dem Formenwechsel des gesamten Zellleibes in Zusammenhang, und zwar scheint sie bedingt zu werden durch Spannungsunterschiede feiner, radiär angeordneter Stränge und Stützfäden (Fig. 13 *St*), über deren Ursprung und Beschaffenheit ich nichts Näheres anzugeben wage.« Er befindet sich damit im Gegensatz zu denen, die dem Kern Eigenbewegung zuschreiben und kommt meiner Auffassung der Dinge sehr nahe. S. 74: »Ob die genannten Stützgebilde nur mit der Kernperipherie oder mit seinem Innern zusammenhängen und in welcher Beziehung sie zu den Zellsubstanzen stehen, vermag ich nicht zu entscheiden. Es beruht aber nicht auf Täuschung, wenn ich den Kern der Leucocyten in einen besonderen Raum eingebettet liegen sehe (Fig. 19 *b*) und wenn ich in demselben die Stützfäden erblicke (Fig. 13 *a*, *b*)«, welche Beobachtung sich ganz mit meinen Befunden auf S. 126 deckt, nur daß ich das Verschwinden der austretenden Fäden zwischen den Zellgranulis und im günstigsten Falle die Begleitung durch runde kleine Gebilde im Kern selbst und die Endigung des Fadens im Cytoplasma in einem Microsoma beobachten konnte. GRIESBACH betrachtet es als nicht auszumachen, ob der helle Hof um den Kern ein immer oder zeitweilig den Kern beherbergender abgeschlossener Hohlraum ist und ob er in diesem Falle nichts als die radiären Fäden enthält. GRIESBACH bestätigt diesen am lebenden Objekt erhobenen Befund am gefärbten konservierten Präparat. Einschränkend schreibt GRIESBACH (9) dann l. c. S. 51: »Die Möglichkeit des Vorhandenseins von Verbindungsfäden zwischen Kern und Zellleib im Sinne der Autoren (LEYDIG, KLEIN, FROMMANN, ARNOLD, bei GRIESBACH S. 50) ist im allgemeinen und auch in den von uns untersuchten Blutzellen durchaus nicht ausgeschlossen; aber was von solchen Bildungen präformiert, was spontanen Veränderungen zuzuschreiben ist, läßt sich nicht immer entscheiden.«

SCHILLING (53) erwähnt S. 434 POLLITZER, dessen Originalarbeit mir leider nicht zugänglich war; letzterer Autor sah Fäden vom Kern zum Centrosom ziehen, die er als »Centralfäden« bezeichnet und behauptet so eine Centrierung des Kernsegments rosettenartig um das Centrosom (bei SCHILLING S. 437). SCHILLING bezeichnet die nicht näher geschilderten Gebilde als einfache Ausziehungen eines erweichenden Kernes zum Centrosom hin, »die ich lebend oft kurz vor der deutlichen Degeneration (also doch an normalen Kernen? Verf.) beobachten konnte. Die Häufigkeit bei POLLITZER schreibt SCHILLING der Methode zu. Ob diese Gebilde in irgend einer Weise mit meinen Befunden zu vereinigen sind, kann ich aus oben angeführten Gründen leider nicht entscheiden. SCHILLING selbst spricht später, S. 436, von der »selbst bei Bewegungen durchaus nicht verwischten Bildung von merkwürdigen Ausläufern« (des Kernes) und glaubt die Struktur des Kernes fast ausschließlich in dessen Wandung suchen zu müssen.

Die Tatsache, daß der Leucocytenkern während der Bewegung die mannigfachsten Ortsveränderungen ausführt und dementsprechend seine Form wechselt, wird wohl von den meisten Beobachtern anerkannt. Die große Mehrzahl allerdings beschränkt sich auf die Feststellung der Tatsache, ohne ihren Gründen genauer nachzugehen. Als Kuriosum möchte ich erwähnen, daß GRAWITZ (47) auf Grund von flauen Photographien im ultravioletten Licht den Kernen der granulierten Leucocyten eine einfache Form zuschreibt und die polymorphen Kerne als durch die Präparation hervorgerufene Kunstprodukte erklärt. Ich vermag ihm auf diesem Wege allerdings nicht zu folgen. Dazu auch CUÉNOT bei GRÜNBERG (32) S. 336.

Bezüglich der im Leben sichtbaren inneren Kernstruktur ist mir folgendes bekannt.

HEITZMANN (2) dürfte von allen Beobachtern den extremsten Standpunkt einnehmen. An Amöben sah er (S. 100) einen homogenen grauen Kern, umgeben von einem schmalen, hellen Saum, der am ganzen Umfang durchbrochen ist von sehr zarten ... grauen Fäden, deren viele konisch erscheinen, mit je einer vom Kern ausgehenden Basis und einer gegen die Peripherie des Amöbenleibes gerichteten Spitze. Je eine Fadenspitze senkt sich in eines der grauen Körnchen ein, welche in dem Leib verteilt sind. Viele Körnchen stehen mit ihren Nachbarn wieder ... in Verbindung, so daß der Amöbenleib den Eindruck macht, als wäre er von einem äußerst zarten Netzwerke durchflochten, dessen Knotenpunkte zu Körnchen verdickt sind. Bei der Bewegung bemerkte er Auseinanderweichen des Netzes bei Vacuolenbildung und sofortiges Wiederauftreten bei Platzen der Vacuolen.

In granulierten Leucocyten des Flußkrebses sah HEITZMANN erst bei längerer Beobachtung einen von einer an ihrer Außenfläche zackigen Schale der glänzenden Substanz umschlossenen hohlen Körper, dessen Inneres etliche gröbere Körner und ein sehr engmaschiges Netzwerk aufweist (also wohl kein hohler Körper, Verf.). Diesen Körper bezeichnet HEITZMANN nach dem Sprachgebrauch als Kern.

An menschlichen Leucocyten fand HEITZMANN, bei 30 auftretend, »einen oder zwei mattgraue, opake Körper«. Von jedem gehen wieder Speichen aus, die sich in den Nachbarkörper einsenken und wo sie gegen die Peripherie des Klümpchens hin gerichtet sind, in ein Maschenwerk übergehen, welches den ganzen Leib des Klümpchens durchsetzt und dessen Knotenpunkte als leichte Verdickungen oder Körnchen erscheinen. Auf seiner Fig. 1, S. 107, ist das völlige Fehlen einer Kerngrenze und der allseitige Ansatz von Fäden, die aus dem Innern des wohl als Kern aufzufassenden grauen, central gelegenen Körpers ausgehend das Protoplasma durchziehen, charakteristisch. An den Kreuzungspunkten des Netzwerkes deutliche Verdickungen.

»Der centrale Körper (Kern, Verf.), die Speichen und deren Verdickungen zeigen ein völlig gleiches optisches Verhalten. Die Maschenräume dagegen machen den Eindruck heller Felder«. Ferner S. 109. »Die in einem dunkel konturierten Kern gelegenen Kernkörperchen besitzen feine radiäre Speichen, die sich in den Randkontur des Kernes einsenken. Vom Randkontur, welcher nach außen stets von einem hellen Saum umgeben ist, gehen wieder zahlreiche Speichen aus, welche in ein das ganze Klümpchen durchsetzendes Maschenwerk einmünden«. Dieselbe Organisation zeigen nach HEITZMANN auch die Colostrumkörperchen der Milch, die bekannten fettbeladenen Leucocyten. v. BRÜCKE[1] und S. STRICKER[2] sollen nach HEITZMANN (2), S. 110, diese Netze vermutet, aber nicht gesehen haben. HEITZMANN faßt seine Befunde in den Satz zusammen: Das Kernkörperchen, der Kern, die Körnchen mit ihren Fädchen sind die eigentliche contractile Materie.... Die contractile Materie enthält in Maschenräumen und umschließt als Schale eine nicht contractile flüssige Materie. Nachdem er dann in Geweben den Zusammenhang der lebenden Materie von Zelle zu Zelle nachwies, kam der Autor zu seiner Theorie von dem »ununterbrochenen

---

[1] v. BRÜCKE, Über die sog. Molekularbewegung in tierischen Zellen, insbesondere in den Speichelkörperchen. Sitzber. der Wiener Akad. d. W. 1863.

[2] S. STRICKER, Untersuchungen über das Leben der farblosen Blutkörperchen des Menschen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. W. 1867.

Zusammenhang der lebenden Materie« zunächst in der Gewebseinheit und weiter im Gewebe selbst.

Allerdings läßt er dabei den Kern peripher von einer kontinuierlichen lebendigen Schale abgeschlossen sein, ebenso in der Regel die Zelle (S. 186). Gleichwohl stellt er zum Schluß seiner Untersuchungen die Berechtigung der Cellularpathologie in Abrede. (!)

Man vergleiche zu diesen Ausführungen die Ansichten von GRIESBACH (9) S 59ff. und CATTANEO, bei GRIESBACH S. 89f. Nach GRIESBACH besteht der Leucocytenkern (der Acephalen) aus zwei differenten Substanzen, einem Balkenwerk, das in einer mehr gleichförmigen Grundsubstanz eingebettet ist. »Ob die den freien Raum um den Kern durchsetzenden Fäden mit der Zwischensubstanz zusammenhängen und ob letztere homogen ist, oder noch eine streifige oder granulierte Struktur, wie es manchmal den Anschein hat, besitzt«, darüber konnte GRIESBACH keine Sicherheit gewinnen. »Jedenfalls kann ich von einer eigentlichen Netzstruktur, wie sie für andre Kerne so oft beschrieben worden ist, nicht reden.« Das beschriebene Aussehen des Kernes führt zur Vermutung, als besitze er keine zusammenhängende, ihn umhüllende Membran. S. 115 l. c.: »Eine Kernmembran konnte (für die Acephalenleucocyten) nicht nachgewiesen werden.« (LEYDIG poröse Membran, LAWDOWSKY keine Membran.) »In letzterem Falle würde zwischen dem Kerninnern und der Zellsubstanz ein direkter Zusammenhang bestehen können, wie dies tatsächlich von vielen Autoren für die verschiedenartigsten Zellen beschrieben worden ist.« GRIESBACH meint, die Kernmembran wäre für lebhaft sich bewegende Zellen hinderlich, und wäre dem Zerreißen ausgesetzt. (Vgl. dazu die zitierten Abbildungen und Ansichten von M. HEIDENHAIN [50] S. 134/35.)

LÖWIT[1] hat nach GRIESBACH (9) für Krebsleucocyten eine gleiche Struktur der Kerne nachgewiesen wie GRIESBACH für die Acephalen.

Nach ARNOLD (6) wechselt die Kernstruktur der menschlichen Leucocyten; sie ist fädig-körniger Art, dichter in runden, lockerer in polymorphen Kernen.

LAWDOWSKY (5), S. 82, fand die netzartige Struktur bei Leucocytenkernen nicht so deutlich wie bei andern, erst nach Behandlung mit Reagenzien. Zwei Substanzen, eine trübe und eine helle sind dagegen schon im Leben nachweisbar, dadurch mehr oder weniger Faden, Gerüst und Zwischensubstanz differenziert.

---

[1] LÖWIT, Über Amitose. Centralblatt f. allg. Pathol. und pathol. Anatomie. Bd. I. 1890.

Flemming (4) schreibt den Kernen im allgemeinen drei verschiedene Substanzen zu, Kerngerüst (Netzwerk), Nucleolen und Kernsaft, S. 99ff. Vom Kerngerüst sind im Leben nur die stärkeren Balken sichtbar. Dicke und Zahl wechselt mit der Zellart und vielleicht auch mit dem Alter. Reagenzien, besonders Säuren, lassen die Gerüste schärfer hervortreten. Alkohol und andre Reagenzien sollen vielfach leichte spitzige Zackungen des Kernumfanges hervorbringen (die aber nach dem Vorstehenden wohl von den beschriebenen Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma zu unterscheiden sind und die ich bei meinem Objekt nie beobachtet habe. Verf.). Ein wesentlicher Teil der durch Reagenzien verdeutlichten Kerngerüste ist nach **Flemming**, S. 107, auch schon im lebenden Kern erkennbar und die Reagenzienbilder mit Vorsicht verwertbar, um die lebende Kernstruktur danach zu beurteilen. Von den Reagenzien schließt er besonders aus chromsaure und pikrinsaure Salze und **Müllers** Flüssigkeit. **Flemming** sah noch keine Centrierung oder besondere organische Architektur der Kerngerüstbalken, sondern eine unregelmäßige Anordnung.

Bewegungen der Gerüststränge sah auch **Flemming**, will ihnen jedoch auf Grund dieser Beobachtung keine Contractilität zuschreiben, »weil diese Formveränderungen ebensogut der Ausdruck langsamen Stoffaustausches« sein könnten. Er gibt nachher zu, »daß gegen die Contractilität des Gerüstwerks kein Beweis vorliegt«, S. 125.

Flemming betont ausdrücklich, daß er nicht behaupte, das Chromatin sei identisch mit dem Gerüst des Kernes und der Nucleolen. Chromatin ist ihm ein chemischer und kein morphologischer Begriff, und er läßt die Frage noch offen, »ob eine strenge Lokalisation des Chromatins, d. h. der nucleinhaltigen Substanz, in den geformten Teilen des Kernes (im Gegensatz zum Kernsaft, Verf.) allgemein besteht oder nicht«, S. 132. **Flemming** nimmt das Vorhandensein von Nucleolen für die meisten Zellarten an. Alle nicht erkennbar geformte Substanz des Zellkernes nennt **Flemming** nach dem Vorgang von R. **Hertwig** Kernsaft, wobei es aber durchaus möglich bleibt, »daß der Kernsaft nicht überall oder überhaupt niemals tropfbar flüssig, sondern eine weich-gelatinöse Masse ist«, die man aber auch Saft nennen kann, S. 175. Der Kernsaft ist selbst durch Karmine, Hämatoxylin färbbar, und zwar oft recht intensiv. Dies macht es wahrscheinlich, daß der Kernsaft nicht bloß eine Lösung ist, sondern daß er organische (nach neuerem Sprachgebrauch wohl organisierte, Verf.) Bestandteile irgendwelcher Art enthält. Eine wirkliche Struktur kann **Flemming** »bis jetzt« nicht annehmen.

Flemming (8), S. 253, hat den Eindruck, »daß die Kernstruktur der Leucocyten je nach dem Lebens- und Bewegungszustand dieser Zellen die verschiedenen Formen annehmen kann, die wir sehen«. Ebenda, S. 272, in der Polemik gegen Ribbert, wird dieselbe Auffassung nochmals betont und die Möglichkeit einer Vergrößerung des Kerns durch Wachstum und dadurch Auflockerung seines inneren Baues angenommen. S. 279, Anmerkung, sagt Flemming, daß sich oft die Änderung der chromatischen Struktur in vivo sehen lasse und in ihren langsamen Verschiebungen zu verfolgen sei. Durch Fixierung in seinem Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch konnte er sie in derselben Anordnung erhalten, wie er sie im Leben gesehen hatte. Dieselbe Idee bei Ruczicka[1] und Schilling (53).

Bewegungen im Kerninnern, durch Verschieben der Körnchen und Fäden entstanden, konnten von Arnold (6), S. 246, nur an bläschenförmigen Kernen mit Sicherheit wahrgenommen werden. Nach Stricker (zitiert nach Arnold [16], S. 247) ist der Kern bald kugelig bald elliptisch (Tritonenblut), bald wieder unregelmäßig geformt. Sein inneres Gerüst vollends zeigt ununterbrochene Bewegungen. Die Konturen der Kernhülle sollen ab und zu in gewissen Ebenen unterbrochen sein und das Innengerüst kontinuierlich in den Zellleib übergehen. (Von mir gesperrt, Verf.)

Stricker betrachtet den Kern als abgekapselten Teil des Zellleibes, der ab und zu diese Fesseln sprengt und in Zusammenhang tritt mit ihm.

Unger (bei Arnold [6] S. 247) nahm Bewegungen der Hülle, ferner das Auftreten und Wiederverschwinden von Fortsätzen der letzteren, sowie das Auftreten und Wiederschließen von Lücken wahr.

Ganz diffuse Kerne erwähnt Obstrazow bei Arnold (6) S. 248.

Arnold beruft sich ferner bezüglich der Bewegungen im Kerninnern auf Peremeschko, Prudden, Flemming (s. auch die Angabe auf S. 165 u. 166), Kupffer und Frommann.

M. Heidenhain (50) ist überzeugt, daß die am gefärbten Präparat gesehenen Kernstrukturen reelle, im Leben vorhandene sind. Er hält es nicht für seine Aufgabe, die Vitalität der als »Kerngerüste« bezeichneten Bildungen aufs neue zu beweisen, da in betreff dieses Punktes fast einhellige Übereinstimmung besteht, S. 113ff. Bruchstücke der Kernstruktur sind nach Heidenhain sehr häufig zu sehen. Dagegen ist es selbstverständlich, daß die Kernstruktur niemals in der Ausdehnung am lebenden Objekt verfolgt werden kann, wie an einem eigens zu diesem Zweck gefärbten Präparate; aber besonders die gröberen Chromatinklümpchen und -bälkchen, sowie Teile der zwischen ihnen befindlichen Brücken können frisch beobachtet werden. HEIDENHAIN beruft sich dabei auf FLEMMING und LEYDIG.

---

[1] Ruczicka, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXIV. 1884 und Bd. XXXVII. 1891.

Er verwertet den besonderen Aufbau des Kernes gewisser Objekte, die »Polfeldanordnung der Chromatinbalken« als Beweis für natürliche Bildungen, ebenso »die mit aller Organisation verbundene Anordnung im Raume« derselben Elemente, endlich noch den Übergang des ruhenden Kernes in die Teilungsfigur und umgekehrt.

Literatur über Zellkern und dessen Struktur bei M. HEIDENHAIN (50) S. 212ff.

BRUGSCH und SCHILLING (52) beschreiben neuerdings eine netzartige Kernstruktur an lebenden Leucocyten im Dunkelfeld, und zwar für jugendliche Zellen, denen sie außerdem derbere Kernform und zwei bis vier Nucleolen zuschreiben. (Über letztere vergleiche meine Ausführungen über die Färbung der beiden »Chromatine« mit EHRLICH-BIONDIS Gemisch S. 135.) Alte Kerne sahen dieselben Autoren fleckig, dunkel, verschmälert, im ganzen kleiner als die jungen.

SCHILLING (53) sieht das Wesentliche bei der Segmentbildung in einer Verschmälerung des schlauchartigen Kernes bis zur Berührung der Wandschichten, die alsdann durch Verklebung und Verschmelzung die Fixierung besorgen, S. 434. Vgl. dazu meine Ausführungen auf S. 133.

Zähflüssige Konsistenz ist nach SCHILLING Degenerationserscheinung. Die normale Struktur soll »sicher eine plastische, unter Spannung stehende Bläschenform« sein, die auf einer wirklichen Struktur zu beruhen scheint (!). Weiter unten schreibt er: »Von Netzstruktur ist kaum etwas zu sehen, wohl aber eine Art Randschicht, die mehr als einfache Lichtkontur bedeutet.« An degenerierten Kernen ist dies deutlicher, »so daß man an eine Verdichtung der Wand (Kernwandhyperchromatose [ARNOLDS]) denken könnte«. Wahrscheinlich sind hier Strukturen vorhanden, »die wegen mangelnder Lichtbrechung nicht erkennbar sind«. Zum Schluß hält SCHILLING die HEIDENHAINsche Annahme einer Fadenstruktur aus centrierten Mitochondrien für die richtige.

Derselbe Autor will auch den Centralapparat in Funktion gesehen haben, als das einzige Organ, das gewisse Beziehungen zur Bewegung ahnen läßt. Es ist der Schwerpunkt der ganzen beweglichen Masse. Die Bewegung selbst wird ausgeführt durch die gesamte homogene Grundmasse (des Protoplasmas, Verf.), ob mit oder ohne

Beteiligung der sichtlich auch vom Centrosom abhängigen Körnchenmasse, bleibt dahingestellt. . . . Der Kern ist direkt bei dem ganzen Vorgang unbeteiligt.

Den Centralapparat sieht Schilling deutlich, »wenn auch nur als kreisrunden, konstanten, in der Körnchenmasse beweglichen Defekt«. Immerhin ist dieser freie Raum nach Schilling nicht immer körnchenfrei. Sichtbarkeit der Sphäre bei lebenden Leucocyten erwähnt auch Heidenhain (50) S. 262.

Die Begrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma ist natürlich für mich von besonderer Wichtigkeit, denn dort sehe ich die Verbindungsstränge austreten. Abgesehen von den bereits erwähnten Ansichten über diesen Punkt (M. Schultze [1], Schilling [53], Griesbach [9]) finde ich die mannigfachsten Anschauungen vertreten. Die große Mehrzahl der Autoren schreibt dem Leucocytenkern teils mit, teils ohne nähere Begründung eine Kernmembran zu. Vor allem tun dies diejenigen, die dem Kern eine ganz selbständige Stellung innerhalb des Zellorganismus gewahrt wissen wollen. Wird das Prinzip der räumlichen Abgeschlossenheit des Leucocytenkernes durch irgend einen Befund durchbrochen, so fällt damit von selbst die geschlossene kontinuierliche Haut, die den Kern umhüllt und mit ihr alle mehr oder weniger weitgehenden Schlüsse, die sich an ihre Existenz binden.

M. Heidenhain (10, 50) ist zurzeit wohl der eifrigste Verfechter der Lehre von der räumlichen Selbständigkeit des Kernes. Die Vorstellung der Kernmembran hängt enge zusammen mit der Auffassung des Kernes als eines Bläschens. Zum Bläschen aber gehört ein Binnendruck, der dem Außendruck die Wage hält, und eine Wandung, auf die dieser Binnendruck wirken kann, soll er überhaupt zur Erkenntnis gelangen. »Ohne Zweifel kann man nun sagen, daß die Blasenform selbst Beweis genug ist für die Existenz der Kernmembran«, sagt Heidenhain S. 133. Diese Bläschenform kann ich aber auf Grund meiner bereits mehrfach beschriebenen Befunde unter keinen Umständen für die polymorphkernigen Leucocyten des Blutes und Knochenmarkes vom Menschen anerkennen. Es besteht auch durchaus keine Notwendigkeit für diese, einer so mobilen Zelle, wie es der polymorphkernige Blutleucocyt ist, gar nicht angepaßten Blase. Sie wäre ja bei jeder Wanderung im Gewebe, die wohl für die vorliegenden Zellen allgemein anerkannt sein dürfte, auf Schritt und Tritt dem Platzen ausgesetzt. Dieselbe Ansicht bei Griesbach (9), S. 73. Machen wir dagegen diese von andern Objekten übernommene Voraussetzung nicht, so kommen wir nicht in die unangenehme Lage Heidenhains (50), der Kernmembran eine sehr vollkommene Elastizität zuschreiben zu müssen, um ihre Existenzberechtigung bei sich bewegenden und ihre Kernform in der mannigfachsten Weise ändernden Leucocyten, zu stützen. Ob die Kernmembran überhaupt so feine Ausziehungen, wie sie die Verbindungsfäden »echter Segmente« (s. Brugsch und Schilling [52] und meine Fig. 10) darstellen, ohne Trennung ihrer Kontinuität mitmachen kann, halte ich trotz der bezüglichen gegenteiligen Äußerungen Schillings (53) für kaum möglich, weil rein physikalisch unwahrscheinlich. Ganz abgesehen davon, daß ich mich jederzeit am gefärbten Präparat davon überzeugen konnte, daß die feinsten Verbindungsfäden zwischen Kernsegmenten nur mehr aus achromatischer Substanz bestehen und diesseits und jenseits stets wieder mit dem achromatischen Kerngerüst zusammenhängen (siehe Text S. 133). Sehr schön zeigt dies meine Fig. 10. Auch Färbungen mit Eisenhämatoxylin, Alaunkarmin und Giemsa-Lösung geben genau dieselben Resultate. Hier und da begleitet ein Chromatinbelag beiderseits oder nur auf einer kleineren Strecke des Umfanges den blassen Verbindungsfaden. Es ist auch gewiß nicht notwendig, ein Faktum, das bei der einen Zellform in der mannigfaltigen Reihe zutrifft, gleich zu verallgemeinern. Ich kann darum dem Heidenhainschen Satz nie zustimmen, daß »die Kernmembran in allen gewöhnlichen Fällen geschlossen« ist. Heidenhain fährt fort (50, S. 134): »Immer wieder tritt in der Literatur die Behauptung (! Verf.) auf, daß die Kernstruktur allgemein in direkter Kontinuität mit der Plasmastruktur stehe«; er zitiert Frommann, Klein und Reinke, welch letzterer allerdings später seine bezüglichen Befunde dementierte. »So weit ich meinerseits bei den Kernen der Vertebraten herumgekommen bin, habe ich zu Zeiten der Teilungsruhe immer eine vollkommene Begrenzung des Kernes wahrgenommen, und ich bin daher, unbeschadet des Vorkommens besonderer Ausnahmefälle, der Meinung, daß die Abgeschlossenheit und räumliche Selbständigkeit der Kernstruktur mit zu den Grundeigenschaften des Kernes als eines besonderen Organs der Zelle gehört. . . . Wohl aber mögen in vielen Fällen die Formbestandteile der Plasmastruktur in ähnlicher Weise an der Oberfläche der Kernmembran haften, wie die Teile der Kernstruktur an der inneren, so daß durch dieses eng nachbarschaftliche Verhältnis innige Wechselbeziehungen gegeben sind.«

Wenn Heidenhain (50) S. 133 sagt: »Selbstverständlich ist es leicht, durch Färbungen, welche die sogenannten achromatischen Teile des Kernes in Balsampräparaten absolut klar erscheinen lassen, die Kernmembran gleichsam zu eskamotieren, woraus indessen auf ihr

Fehlen nicht geschlossen werden darf, da positive Befunde mehr beweisen als negative«, so verweise ich darüber auf S. 142 des Textes und füge nur bei, daß mir dasselbe Recht für die Anerkennung meiner Befunde von Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma zukommt, denn es sind auch positive Befunde gegen die negativen HEIDENHAINS. Dieselben Befunde aber zwingen mich mit logischer Notwendigkeit zur Ablehnung einmal der Bläschennatur des polymorphen Leucocytenkernes und dann der geschlossenen kontinuierlichen Kernmembran für denselben.

Noch eins zur Rechtfertigung meiner Auffassung. Wenn je im Leben einer Zelle, so wäre es zur Zeit ihrer Vermehrung, als welche man heutzutage in der Hauptsache die indirekte Teilung, die Mitose, gelten läßt, von Wert, gewisse Teile der Zelle, in denen sich die Mitose abspielen soll, die Chromosomen, die Spindeln und Richtungskörper gegen mechanische Schädigungen zu schützen, wie es ja sonst im höher organisierten organischen Geschehen die Regel ist. Aber gerade in diesem wichtigsten Augenblick des Zellenlebens fehlt, selbst nach der Auffassung der fanatischsten Anhänger der Kernisolierung, die berühmte Kernmembran. Eben war sie noch da und jetzt ist sie weg, spurlos verschwunden Muß man da nicht fragen, war sie überhaupt vorher vorhanden oder fehlt sie auch in der sog. Teilungsruhe? Unter keinen Umständen ist diese Frage abgeklärt. Wenn die vorliegende Arbeit Berufenere dazu verlocken könnte, an die Lösung dieses hochinteressanten Problems heranzutreten, so hätte sie ihren Zweck erreicht. Wie oft diese Frage auch schon vor der Öffentlichkeit zur Diskussion gestellt wurde, bis jetzt ist sie nicht beantwortet worden. Und daß die heute weiter verbreitete Meinung über diesen Gegenstand, als deren hervorragendster Vertreter mir HEIDENHAIN gilt, so felsenfest begründet sei, wie HEIDENHAIN uns in oben zitierten Ausführungen glauben machen will, ist noch gar nicht ausgemacht.

Von andern Autoren schreiben folgende u. a. den Leucocytenkernen eine chromatische, d. h. mit Kernfarben färbbare Membran zu: SCHMAUS und ALBRECHT (12), nach welchen Autoren die Kernmembran nur bei Degeneration Lücken aufweisen (ebenso ARNOLD [16] S. 233) oder achromatisch werden soll. Als besondere Form der vacuolären Degeneration in der Nähe der Kernwand erwähnen diese Autoren einen hellen Hof um den Kern, der »in der Regel da und dort brückenartige Verbindungen zwischen Kern und Zellleib« erkennen läßt, »die bald ziemlich breite, bald kaum wahrnehmbare Stränge darstellen«. Ihre Abbildungen 60, 61 und 62 zeigen diese Verhältnisse. Der Umstand, daß diese Verbindungen sowohl an der Kernoberfläche als jenseits des hellen Hofes sich verbreitern, »so daß die von ihnen umschlossenen hellen Räume mehr oder weniger weite Vacuolen mit abgestumpften Enden darstellen«, daß sie ferner sich dunkel tingieren, dürfte genügen, um sie jederzeit von den von mir oben beschriebenen Verbindungen bei normalen Leucocyten zu unterscheiden, mit denen sie nicht verwechselt werden können, eine sehr gute Abbildung dieser Verhältnisse gibt PATELLA (49) auf Taf. VLI, S. 167, 2. Reihe, No. 3. Für nicht degenerierte Leucocyten nehmen SCHMAUS und ALBRECHT eine chromatische Kernmembran an, in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Autoren. Sie zitieren dazu SCHOTTLÄNDER, RUGE, HERMANN, ARNOLD. Dagegen konnten sie sich nicht davon überzeugen, daß nach außen von der chromatischen Kernmembran noch eine achromatische gelegen wäre, wie dies, nach genannten Autoren, nach FLEMMING, KÖLLIKER und SOLGER der Fall sein soll. PFITZNER erwähnt nach GRIESBACH (9) S. 74 eine geschlossene Haut (kontinuierliche Membran) um den Kern. ARNOLD (15) beschreibt die Kernmembran wie folgt S. 71. »Besonders bemerkenswert ist das Verhalten der Kernwandschicht, welche bald als ein intensiv gefärbtes, membranartiges Gebilde sich darstellt, bald aus feineren Körnern und Fäden zu bestehen, oder von solchen durchsetzt zu werden scheint. Manche Kernfäden (Kerngerüstfäden, Verf.) inserieren sich an der Kernwandschicht. Infolgedessen entsteht noch mehr der Eindruck, als ob sie selbst aus Fäden aufgebaut wäre. In diesem Sinne ist noch ein andrer Befund verwertbar. Bei manchen Zellen, namentlich bei solchen, deren Kerne sich im Zustande der Teilung befinden, besteht zwischen der Kernwandschicht und der angrenzenden Protoplasmazone ein heller Raum, welcher von teils intensiv, teils schwach oder gar nicht gefärbten Fäden durchsetzt wird (Taf. I, Fig. 19 und 22)«. Dieselben hängen mit analogen Gebilden in der umgebenden Protoplasmazone zusammen.

NIESING[1], bei ARNOLD (15) S. 72ff., nimmt für gewisse centrierte Fibrillen (vgl. dazu auch POLLITZER bei SCHILLING (53), S. 161f) eine Endigung in der Kernhaut an. Im Gegensatz zu HEIDENHAIN hat er bei Abhebungen des Protoplasmas vom Kern feinste, von dem Centralkörper nach dem Kern gehende Brücken gesehen. ARNOLD (15) selbst sah ähnliche Gebilde an Knochenmarksriesenzellen, aber nur an diesen. »Die Beziehung dieser Gebilde zur Kernmembran läßt meines Erachtens keine andre Deutung zu«, sagt ARNOLD (S. 73, Fußnote).

---

[1] NIESING, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895.

Flemming (4) schreibt zum Thema Kernmembran S. 165ff. folgendes Einschlägige: »Für die Physiologie des Kernes ist jedenfalls, außer der Existenz dieser Grenzschichten überhaupt, die Frage die wichtigste, ob auch noch in der eigentlichen (achromatischen) Membran Lücken existieren, durch welche Substanzbrücken den Kerninhalt mit der Zellsubstanz verbinden könnten, oder durch welche Flüssigkeiten frei strömen könnten.

Ich sehe aber bisher keinerlei Grund, eins oder das andre anzunehmen.« Flemming selbst sah nie etwas derartiges trotz angestrengtesten Suchens; kritisiert die Angaben von Klein, wobei er als unwahrscheinlich betont, daß die chromatinlosen Fäden des Cytoplasmas mit den chromatischen des Kernes in direktem Zusammenhang stünden.

S. 172. »Immerhin stehe ich dieser Frage ohne Präjudiz gegenüber, und es kommt mir hier nur darauf an, den gegenwärtigen Tatbestand, wie ich ihn ansehen muß, festzustellen. Danach halte ich einen Zusammenhang von Kernsträngen mit Fäden der Zellsubstanz nicht für erwiesen, ebensowenig die Existenz von Poren in der Kernmembran. Wenn eins oder das andre, oder beides zugleich sich wirklich ergeben sollte, würden sich dadurch in bezug auf die vitalen Vorgänge im Kern vielleicht wichtige Gesichtspunkte ergeben; wenn es sich nicht herausstellt, würde damit das Leben des Kernes der Erklärung auch nicht verschlossen sein, da wir ohne Diffusionsvorgänge in der Cellularphysiologie ohnehin nicht auskommen. Also steht Flemming (4) durchaus nicht auf dem schroff ablehnenden Standpunkt Heidenhains (50), besonders wenn er noch beifügt, S. 173: »Ich darf hiernach wohl bitten, mir nicht die Behauptung unterzulegen, daß ein morphologischer Zusammenhang zwischen Strukturen innerhalb und außerhalb des Kernes nicht existieren oder auch nur an sich unwahrscheinlich sein sollte. Ich bin nur der Ansicht, daß er bis jetzt (1882) in keinem Falle sicher erwiesen ist, und habe selbst noch nichts der Art gesehen.«

Hammerl (14) spricht von einer voraussichtlich chromatischen Kernmembran. Schridde (44) erwähnt eine Kernmembran an Naegelis (48) Myeloblasten, nach dualistischer Auffassung den ersten mobilen Vorstufen unsres Objekts. Helly (41) läßt bei Kernzerfall »auch den letzten Rest des Kernrandes (seiner Membran?)« zugrunde gehen.

Pappenheim (22) sah an Zellen mit Protokernen, und zwar an solchen mit runden und polymorphen, »den Zellleib von einer zarten, graublauen hämatoxylinophilen Substanz durchsetzt, welche an der Kernmembran in das basichromatische Caryomitom überzugehen schien.«

GRIESBACH (9) schreibt S. 51: »Es ist mir nicht gelungen, ... von der Peripherie des Kernes aus, radienartig durch den lichten Abschnitt in das umgebende Protoplasma irgendwelche Fädchen verlaufen zu sehen« (vgl. die Ausführungen desselben Autors S. 73, hier S. 161, die mit diesen Angaben in einem mir unverständlichen Widerspruch stehen). »Die Möglichkeit des Vorhandenseins von Verbindungsfäden zwischen Kern und Zellleib im Sinne der Autoren« (LEYDIG, KLEIN, FROMMANN, ARNOLD) »ist im allgemeinen und auch in den von mir untersuchten Blutzellen durchaus nicht ausgeschlossen, aber was von solchen Bildungen präformiert, was spontanen Veränderungen zuzuschreiben ist, läßt sich nicht immer entscheiden. Selbst der in Rede stehende Hof ist solchen Veränderungen zugeschrieben worden (HENKING[1]).«

KORSCHELT[2] bemerkt dagegen: »Diese Deutung mag in vielen Fällen berechtigt sein, in andern ist sie es nicht. Man bemerkt die in verschiedener Breite den Kern umziehende Zone auch an lebenden Kernen und kann sie dann an Präparaten in überzeugender Weise darstellen. ... Wie es nicht zu bezweifeln ist, daß vielen Kernen eine wohlunterscheidbare Membran zukommt, so sicher ist es auch, daß andre einer solchen Abgrenzung entbehren. Es ist möglich, daß demselben Kern, der zu einer gewissen Zeit eine Membran besitzt, dieselbe zu einer andern Zeit fehlt. Die Abgrenzung gegen das Protoplasma richtet sich bei gewissen Zellen, z. B. den Eizellen der Insekten, ganz nach dem Zustande der Tätigkeit, in welchem er sich befindet.«

LEYDIG[3] nimmt bekanntlich eine Zwischenstellung ein, indem er dem Kerne eine poröse Membran zuschreibt, S. 150. Die Begrenzung des Kernes geschieht in vielen Fällen einzig und allein durch die verbreiterten Endflächen der Netzbalken. Anstatt einer zusammenhängenden Linie bildet dann im optischen Schnitt eine Punktreihe den Umriß. (Ebenso FLEMMING bei M. HEIDENHAIN [50] S. 133 mit Abbildungen FLEMMINGS.) LEYDIG zitiert dazu auch VAN BAMBECKE[4] und WILSON[5]. »Die Peripherie des Kernes ist sonach porös und behält diese Eigenschaft selbst noch für den Fall, daß sich eine besondere hautartige Lage auf den Enden der Bälkchen abgesetzt hätte. Durch die Poren treten feine Plasmafäden in den freien Raum um den Kern, durchsetzen ihn strahlig und setzen sich mit dem Plasmanetz des Zellleibes in Verbindung; sonach hängen Kernkörper, Kern und Zellsubstanz durch Fadennetze untereinander zusammen.« (Vgl. dazu Heitzmann [2], hier S. 162f.)

---

[1] Ohne Literaturangabe. Verf.

[2] KORSCHELT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Zellkerne. Zool. Jahrb. Bd. IV und GRIESBACH (9), Verf. unzugänglich.

[3] LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn. 1883.

[4] VAN BAMBECKE, Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. Arch. de Biologie. T. IV. 1883.

[5] E. B. WILSON, Observations on the structure of cells and nuclei. Quarterly Journal of micr. Sciences. N. S. Vol. 18. 1875.

Lawdowsky (5) spricht den Leucocytenkernen eine Kernmembran grundsätzlich ab, »obgleich die Kerne ziemlich scharf sich gegen die Zellenmasse abzugrenzen scheinen«, S. 92. Er beruft sich dafür auch auf Arnold Brass[1] und läßt infolgedessen den Kernsaft in innigste Beziehung zu der Zellenmasse treten, von welcher er Material für sich aufnimmt.

Obige Aufstellungen dürften genügen, um darzutun, daß Stauffacher und ich im Prinzip unsrer Auffassung, was die Leucocytenkerne anbelangt, durchaus nicht allein stehen, indem verschiedene Autoren vor uns Verbindungen zwischen Kern und Cytoplasma teils gesehen, teils als höchst wahrscheinlich vorhanden bezeichnet haben.

Vom Kern abgehende Fäden sahen Arnold (15) mit Insertion an der Kernwandschicht, Leydig durch Lücken der porösen Membran durchtretend, Stricker (16), Unger (16), Griesbach (9), der allerdings in derselben Arbeit diesen Befund auch in Abrede stellt. Niesing (15), Arnold (15) (bei Knochenmarkzellen) und Pollitzer (53) sahen Verbindungen des Kernes mit dem »Centrosom«. Pappenheim (22) beschreibt ein Cytomitom im Zusammenhang mit dem Chromatingerüst. Heitzmann treibt diesen Zusammenhang ins Extrem, so daß auch seine Schlüsse ganz extreme werden. Flemming (4) bemerkt zu dem Heitzmannschen Befund, daß ein solcher Zusammenhang achromatischer Substanz des Zellleibes mit dem Chromatin des Kernes, wenn auch nicht völlig von der Hand zu weisen, so doch sehr unwahrscheinlich sei. In vorliegender Arbeit handelt es sich dagegen um etwas morphologisch andres, um den Zusammenhang des achromatischen[2] Cytomitoms mit dem ebenfalls achromatischen Caryomitom, in dem von uns begründeten Sinne, wie es meines Wissens bisher für unser Objekt nicht nachgewiesen ist. Auch die besondere Gestalt und Form der von Stauf-

---

[1] Brass, Arnold, Die Organisation der tierischen Zelle. Biolog. Studien. I. Teil. 1. Heft. S. 18. Halle 1883.

[2] Achromatisch im Sinne von abasichromatisch. Heidenhain (50).

FACHER (37) zuerst bei *Cyclas cornea* gesehenen Stränge, die in allen Punkten mit meinen Befunden an menschlichen polymorphkernigen Leucocyten übereinstimmen, habe ich in der mir zugänglichen Leucocytenliteratur nicht beschrieben gefunden. Dagegen hat PATELLA (46, 49) in zwei sehr ausgedehnten Arbeiten über die mononucleären Blutleucocyten des Menschen und ihre Genese wiederholt in seinen photographischen Reproduktionen[1], die von uns beschriebenen Fortsätze mit allen Attributen und deutlichem Übergang ins Cytomitom auf die Platte bekommen, ohne daß ich im Text einen Hinweis auf diese Befunde gesehen hätte. PATELLA hat also tatsächlich die in Rede stehenden Gebilde dargestellt, aber nicht gesehen und dürfte damit wohl als völlig unbefangener Zeuge zitiert werden. Vor ihm hat schon WILSON[2] einen solchen Fortsatz photographisch bei einem andern Objekt (Seeigelei) festgehalten. (Näheres darüber in der vorausgehenden Arbeit von STAUFFACHER [54].) Neuestens zeigt auch Fig. 23 auf Taf. I bei EHRLICH, LAZARUS und NAEGELI (60) einen p. k. Neutrophilen mit deutlichem intranucleären schwachgefärbten Kerngerüst und der Andeutung eines nach abwärts austretenden Fadens in Giemsafärbung bei etwas geringerer Vergrößerung als beispielsweise meine Fig. 23. Im Text finde ich keine Erwähnung dessen.

Wenn PATELLA (46, 49) in den sonst sehr ausführlichen und breiten Arbeiten den Befund nicht erwähnt, so mag dies zum Teil davon herrühren, daß er mit der Mehrzahl der modernen Hämatologen andern Strukturelementen der Leucocyten, den EHRLICHschen Granulis seine Hauptaufmerksamkeit schenkt, während der Kern der Leucocyten erst in zweiter Linie zur Klassifikation herangezogen wird, auf der das geniale System EHRLICHS, die dualistische Auffassung der Genese der Leucocyten, gegründet ist. Diesem System, das wie alle Schemata eine gewisse Starre nicht verkennen läßt, haben sich, wie bekannt, teils aus theoretischen, teils aus praktischen Gründen die meisten Hämatologen zugewandt, wenn auch bis heute die Gegner, die Unitarier, nicht müde werden, gegen EHRLICHS Auffassung Sturm zu laufen. So NEUMANN [26], GRAWITZ [47], ARNOLD und neuerdings mit besonderem Nachdruck MAXIMOW (55), der mit Unterstützung WEIDEN-

---

[1] PATELLA (49) Taf. XII, S. 46. 2. Reihe, No. 4. Taf. XVIII. S. 52. I. Reihe. No. 5, Taf. LI, S. 187. 2. Reihe, No. 1 und andere mehr.

[2] E. B. WILSON, Archoplame, Centrosome and Chromtin in the Sea-Urchin Egg. Journal of Morphologie. Vol. XI.

REICHS (57) sich gegen SCHRIDDE (56) wendet und seine Auffassung selbst (59) und durch DANTSCHAKOFF (58) begründet. Literatur bis 1907 bei NAEGELI (48). Ich vermeide absichtlich in dieser Arbeit eine Stellungnahme zu vorstehender Frage; die Granula und andre Elemente des Cytoplasmas sollen mich nur insofern beschäftigen, als sie in direkter Beziehung zu meinen Befunden stehen.

Das Cytoplasma wird bei Leucocyten nach NAEGELI (48) von einem feinmaschigen Netzwerk mit deutlich basophil gefärbten Kreuzungspunkten durchsetzt, das besonders bei jungen Zellen in der basophilen Kernfarbe schwach, aber deutlich gefärbt erscheint und als Fadenwerk (nach GRÜNBERG [32], Reticulum, S. 314) oder als optischer Ausdruck einer Wabenstruktur des Cytoplasmas aufzufassen wäre. Gegen den Kern zu wird das Netzwerk lichter, die Maschen werden weiter. In den Maschen dieses Netzwerkes liegen die eosinophilen und die nach EHRLICH für den Menschen specifischen neutrophilen Granula.

ARNOLD (15, 24, 30) hat von jeher die Specificität der Granula bekämpft und auch entgegen den Anschauungen der EHRLICHschen Schule zweierlei Granula nicht nur bei unreifen, sondern bei vollentwickelten granulierten Leucocyten angenommen. Dabei läßt er die Granula zum Teil zu Fäden in Beziehung treten und stellt eine Umwandlung andrer Zellelemente, der Plasmosomen, als welche ihm die »Netzknotenpunkte« gelten, zu Granulis als wahrscheinlich hin, ARNOLD (30) S. 13. Der Umstand, daß er verschieden gefärbte Granula in derselben Zelle sah (rote und blaue bei Eosin-Methylenblaufärbung, ARNOLD [15] S. 48), die zudem oft von verschiedener Größe waren, große rote und blaue kleine, läßt mich vermuten, daß die kleineren Granula den namentlich mit Methylenblau sehr schön darstellbaren »Knotenpunkten« des Cytomitoms, den Plasmosomen, die großen roten dagegen den EHRLICHschen Zellgranulis entsprochen haben, wobei die Verbindungsfäden des Cytomitoms entweder gar nicht gefärbt oder durch die roten Granula der ganzen Zellen des Ausstrichs verdeckt waren, wie ich dies selbst mehrfach bei derselben Färbung (JENNER und GIEMSA) gesehen habe. Ähnliche Angaben bei HESSE (34). In der hämatologischen Literatur habe ich keinerlei Anhaltspunkte darüber finden können, daß die EHRLICHschen Granula auch zu Fäden in Verbindung treten könnten, ebensowenig habe ich dies selbst an absichtlich oder zufällig zerquetschten Leucocyten sehen können.

GRAWITZ (47) anerkennt das Cytomitom nicht in dieser Form, sondern nimmt, wieder auf Grund seiner ungenügenden Photographien, eine nicht gleichmäßig über das Protoplasma verteilte »wolkige

Differenzierung« an. Er hält gerade das Unregelmäßige dieser Struktur für einen Beweis gegen die Netz- bzw. Wabentheorie. Demgegenüber möchte ich betonen, daß einmal das Cytomitom durchaus nicht immer überall völlig gleiche Maschenweite zu haben braucht. So sind die Maschen bzw. Waben um den Kern fast immer weiter als an der Peripherie. Ganz besonders deutlich wurde mir dieser Wechsel bei Zellen von menschlichen Nebennieren, die je nach der Lage in der Drüse weitere oder viel engere Wabenräume zeigen, wobei im ersteren Falle die Wabenwände als feine Verbindungen der ebenfalls verdickten Kreuzungspunkte im optischen Schnitt erscheinen, während sie bei geringerer Wabengröße derber und die Kreuzungspunkte einander näher erscheinen. Es drängt sich einem bei der Betrachtung solcher Bilder der vielfach ausgesprochene Grundgedanke ARNOLDS von dem »funktionellen Wechsel der feineren Zell- und Kernstruktur« auf, wenn ich ARNOLD auch bezüglich seiner Auffassung vom funktionellen Farbenwechsel der Zellgranula in reifen normalen Leucocyten zurzeit nicht beizutreten vermag. Ob tatsächlich das im optischen Bilde sichtbare »Netzwerk« einer fibrillären Struktur oder dem optischen Querschnitt eines Wabenwerkes im Sinne BÜTSCHLIS entspricht, scheint mir bis jetzt noch nicht ausgemacht zu sein. Jedenfalls ist die strikte Ablehnung der BÜTSCHLIschen Wabentheorie für menschliche Leucocyten, wie sie SCHILLING (53) S. 436 ohne Begründung behauptet, nicht gerechtfertigt. Denn eine Rechtfertigung kann ich nicht darin erblicken, daß SCHILLING dafür einfach die HEIDENHAINsche Theorie der centrierten Mitochondrien als Modifikation von FLEMMINGS Filar- und Interfilartheorie als für Leucocyten zutreffend annimmt. SCHUR (27) hat bei Hitze- und Alkoholfixation in polymorphkernigen Leucocyten »basophile Granula« mit Methylenblau dargestellt, von denen ich nicht sagen kann, als was sie aufzufassen sind, da Abbildungen in der mir zugänglichen Mitteilung fehlen.

PAPPENHEIM (25) beschreibt ein basophiles Cytomitom der Mastzellen, als »spongiöses Netzwerk, in dem der Kern gewissermaßen suspendiert ist«. In der Calotte gegenüber dem Kern das Centrosom, umgeben von Granulis, S. 55.

ARNOLD (23) hält die Plasmosomen, deren gesetzmäßiges Auftreten, sowie die Beziehungen zu Fäden er hervorhebt, für einen bedeutungsvollen Strukturanteil der Zelle. S. 124. »Man kann sie weder als optische Querschnitte von Fäden, noch als Erzeugnisse von Quellung ansehen, viele derselben sind an lebenden und überlebenden Zellen beobachtet worden und unter Verhältnissen, die eine derartige Entstehungsweise ausschließen.«

Hesse (74) erhielt bei Methylenblaufärbung eosinophiler Leucocyten »ein meist etwas metachromatisch grünblau, in der Farbe des Kernes gefärbtes regelmäßiges Fadennetz, welches ohne Unterbrechung den Protoplasmaleib durchzieht«. An Stelle der Granula sah man eckige Lücken, S. 236.

Als genuine Plasmamicrosomen bezeichnet M. Heidenhain (50) S. 476, 477 »diejenigen färbbaren kleinsten Körperchen des Protoplasma, welche nachweislich Teile der bekannten primären Fädchenstrukturen, Teile des sog. Cytomitoms sind und als verdichtete Stellen sich darstellen«. Ob sie im Einzelfalle Verdichtungen der Filarstruktur selbst oder selbständige morphologische Körner sind, ist nicht immer leicht zu entscheiden. Im Cytomitom Flemmings hat sie Heidenhain (50) niemals vermißt.

Griesbach (9) gibt die Ansichten verschiedener Autoren über die Protoplasmastruktur der Leucocyten wieder: Flemming (bei Griesbach, S. 58) sah im Leben verwaschene Zeichnung, vielleicht Fadenbau, wobei es unsicher ist, ob ein in sich zurücklaufendes Netz besteht. Heitzmann und Frommann sahen bei Krebsleucocyten ein Netzwerk. Leydig wies auch bei Vertebraten überall das Netzwerk nach. Cattaneo nimmt eine contractile netzartige Substanz (Ectoplasma) gegenüber einer nicht contractilen, halbflüssigen Masse (Endoplasma, Sarcose, Enchylem) an, wobei die Pseudopodien vom Ectoplasma gebildet werden sollen. Griesbach selbst (9), S. 89, nimmt ein spongiöses Ectoplasma als Gerüstwerk an, in dessen Maschen das contractile weichere Endoplasma gelegen wäre, das seinerseits die Pseudopodien bilden soll, wobei es vom Ectoplasma eine Strecke weit begleitet werden kann, wobei er sich auf dieselbe Ansicht bei Leydig beruft. Griesbach (9) stützt seine Ansicht auch auf das gefärbte Präparat, an dem er mit Rhodamin-Methylgrün verschiedene Färbung der Gerüst- und Zwischensubstanz fand. Pseudopodien waren wie die Zwischensubstanz gefärbt. Griesbach hält eine Gültigkeit der Bütschlischen Wabentheorie für möglich.

Aus den oben angeführten Ansichten der Autoren über den feineren Bau des Leucocytenleibes, deren kaum eines ich völlig mit der andern deckt, geht meines Erachtens eines mit Sicherheit hervor, nämlich, daß der Auffassung des Kernes als eines räumlich selbständigen besonderen »Organs« des Leucocyten gewichtige wissenschaftliche, sehr wohl der Würdigung werte Befunde entgegenstehen, aus denen sich naturgemäß auch eine andre Auffassung von der physiologischen und eventuell auch pathologischen Funktion des p. k. Leucocyten ergibt. Aus meinen eignen Ausführungen ist jedenfalls deutlich zu ersehen, daß ich voll und ganz auf der Seite derer stehe, die im Leucocyten einen einheitlichen lebenden Organismus sehen, an dem man nicht zwei räumlich und damit auch teilweise funktionell (Bewegung, Reizleitung, Stoffwechsel) getrennte Anteile, einen Kern und ein Cytoplasma schlechthin unterscheiden kann.

Der Weg, auf dem ich zu dieser Überzeugung gelangte, ist allerdings von dem der übrigen Autoren verschieden. Wenigstens ist es mir nicht bekannt, daß die oben genau geschilderten Verbindungen anderseits für unser Objekt beschrieben worden wären. Ich schließe aus den Befunden:

1) Der innere Aufbau der lebenden Leucocyten ist sowohl im Cytoplasma als im Kern während der Bewegung Umlagerungen der Bestandteile ausgesetzt, die man im Sinne einer aktiven Bewegung beider Anteile im Zusammenhang miteinander deuten kann, wobei die beschriebenen Kernbrücken die Verbindung zwischen contractilen Teilen des Kernes und solchen des Cytoplasmas darstellen würden.

2) Die beschriebenen »Kernbrücken« im Sinne STAUFFACHERS (38) gehören zu den stabilsten Elementen der Kern- und Cytoplasmastruktur während der sog. Teilungsruhe.

3) Die im gefärbten Dauerpräparat gefundenen Verbindungen sind, soweit dies mit unsern heutigen Hilfsmitteln nachzuweisen möglich ist, mit den im Leben gesehenen, vom Kern abgehenden Strängen identisch.

4) Sie stellen eine Verbindung zwischen dem achromatischen (abasichromatischen, oxychromatischen) Caryomitom und dem schwach basophil färbbaren Cytomitom dar unter Vermittlung stark basisch tingibler großer Plasmosomen.

5) Dadurch ist der Zusammenhang zwischen Strukturelementen des Kernes und den als »Centrosomen« (sphärischen Bildungen) beschriebenen Differenzierungen des Cytoplasmas unter Vermittlung des Cytomitoms hergestellt.

6) Eine isolierte Stellung des Kernes der menschlichen polymorphkernigen Leucocyten ist im Sinne HEIDENHAINS (50) meines Erachtens nicht mehr aufrecht zu erhalten.

7) Desgleichen konnte an meinem Objekt eine Kernmembran im Sinne der Autoren nicht nachgewiesen werden, worin ich mit LAWDOWSKY (5) übereinstimme.

8) Die beschriebenen, morphologisch scharf charakterisierten Gebilde konnten mit den gebräuchlichsten Fixierungsmitteln konserviert und mit den für Leucocyten im Ausstrich gebräuchlichen progressiven Methoden, sowie mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin und EHRLICH-BIONDIschem Dreifarbengemisch stets prinzipiell gleich dargestellt werden, womit ich hoffe, den wissenschaftlichen Anforderungen an einen solchen Befund genügt zu haben.

9) Mit ähnlich lautenden Befunden an degenerierten Zellen (SCHMAUS und ALBRECHT) sind sie morphologisch und färberisch nicht zu verwechseln.

10) Ebensowenig kann man meines Erachtens die Gebilde als Artefakte ansprechen, um so weniger, als andre, anerkannt schwer darstellbare Strukturformen, wie die sphärischen Bildungen an denselben Zellen auch klar zu sehen sind. Dafür spricht auch der Befund am überlebenden Objekt.

Literatur über Fixierungsmittel.

Wohl jeder Mikroskopiker hat sein besonderes Fixierungsmittel, mit dem er die besten Resultate erzielt. Empfiehlt EHRLICH (18) zur Granulafärbung die Hitzefixation, welche wieder durch RUBINSTEIN (nach SAHLIS Lehrbuch) modifiziert wurde, hat FLEMMING (4) sein Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch, das ihm bei vielen Objekten ausgezeichnete Resultate liefert, NIKIFOROFF (7) sein Äther-Alkoholgemisch, so hat M. HEIDENHAIN (10, 50) das Sublimat, das er allerdings als Universalmittel anwendet, während in neuester Zeit in Hämatologenkreisen der absolute Methylalkohol den gewöhnlichen Alcohol absolutus verdrängen zu wollen scheint. Von der Mannigfaltigkeit der andern, einfachen und zusammengesetzten Mittel gar nicht zu reden. Das eine steht wohl für jeden, der nicht auf ein einziges Fixierungsverfahren eingeschworen ist, fest, daß einmal eine Fixierungsmethode nicht für alle Objekte, selbst nicht für alle Zellen desselben Gewebes gleich gute Resultate gibt und daß anderseits mit nur einer Fixierung nicht alle Strukturelemente darstellbar sind. Ich erinnere beispielsweise nur an die Zerstörung der Fette durch Alkohol in höherer Konzentration und an die Lösung von Glykogen in wässerigen Flüssigkeiten.

In der Literatur habe ich zwei Arbeiten gefunden, die sich, abgesehen von den histologisch-technischen Lehrbüchern, mit der Wirkung der verschiedensten Fixierungsmittel auf dasselbe Objekt befassen. Die erste stammt von KAISERLING und GERMER (11) und betrifft Ovula von Tieren und R. von Tieren und vom Menschen. Ihre exakte Methode bestand in Photographie und Messung des Negativs bei etwa achtfacher Vergrößerung.

Sie konstatieren dabei, daß die HEIDENHAINsche Sublimatmischung ein Platzen der Zona pellucida mit solcher Regelmäßigkeit zustande bringt, »daß man an einen Zufall wohl kaum glauben kann«. Die Wirkung beruht auf Schrumpfung durch die zu stark wirkende Lösung, und zwar handelt es sich um Koagulation, wodurch das innere Strukturbild der Eizelle von dem frischen Objekt total verschieden wird. Man sieht eigentlich nur noch einen gleichmäßigen Niederschlag, ohne Einzelheiten an dem Bilde unterscheiden zu können.

Osmiumsäure erhält Konturen, Formen und Größe. Außerdem ist die schnelle Wirkung ein nicht zu unterschätzender Vorteil.

Bei Alkohol sahen sie neben Koagulation noch Wasserentzug mit unregelmäßiger Schrumpfung, »während sich die schnell trocknenden Erythrocyten nicht mehr verändern, stellt sich für die andern die Tatsache heraus, daß sie durch Alkohol größer werden.«

Die Wirkung der Reagenzien ist nicht nur eine chemische, sondern eine Kombination vieler wichtiger Faktoren.

TELLYESNICZKY (20) untersuchte Hodenzellen vom Salamander mit den verschiedensten Fixierungsflüssigkeiten.

Alkohol machte ihm die schwersten Veränderungen seines Objekts, und zwar absoluter und verdünnter. Zusatz von Essigsäure, die TELLYESNICZKY besonders rühmt, verbesserte die schrumpfende Wirkung. Chromatin des Kernes und Cytoplasma sah er auf einen kleinen Raum der Zelle zusammengedrängt.

Mit HEIDENHAINs Sublimatlösung erhielt er außerordentliche Schrumpfung. HEIDENHAIN[1] anerkennt allerdings selbst diese schrumpfende Wirkung des Sublimats, die er durch Zusatz von Osmiumsäure zu kompensieren suchte. TELLYESNICZKY (20) kann darum an der schlechten Fixierungsfähigkeit des Sublimats nicht zweifeln. Um so merkwürdiger ist es, daß Heidenhain sich so ausschließlich auf diese Methode beschränkt. Seine eignen Abbildungen in den Arbeiten (10) und (50) sind mit ganz wenigen Ausnahmen nach sublimatfixierten Präparaten gezeichnet. Heidenhain (50) gibt übrigens selbst zu, daß die Härtung so intensiv sein kann, daß durch das Mikrotommesser auch die gröberen Gerüstbalken zertrümmert und verlagert werden können (50), S. 119. (Vgl. besonders den herausgerissenen Nucleolus der Fig. 36 links.) Wenn dann andre Kerne, z. B. auf Fig. 35, 46, 51, 52, 53, 56, 87 derselben Arbeit, oder *2a*, *5a*, 11, 19, 29, 30, 31, 38, 42 der vorausgehenden Arbeit eine prinzipiell nicht verschiedene Struktur der Chromatinbalken und der zwischenliegenden Lücken erkennen lassen, so wird man es niemand übel nehmen können, wenn das Vertrauen in die Treue der mit Sublimat fixierten Objekte bei ihm leidet. Dafür, daß zum Erkennen des inneren Baues einer Zelle diese mikrotomiert werden muß, wie es Heidenhain (10) verlangt, dürfte für mein Objekt keinerlei Veranlassung vorliegen, für welche Anschauung ich meine Zeichnungen als Beweis anführe.

---

[1] M. HEIDENHAIN, Noch einmal über die Darstellung der Centralkörper durch Eisenhämatoxylin, nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarbe. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1896. Nach TELLYESNICZKY (20).

Tellyesniczky (20) hat eine Kombination von Calium bichrom. mit Essigsäure als das vorzüglichste Fixierungsmittel des Salamanderhodens gefunden. Überhaupt konnte er durch Zusatz von Essigsäure auch mit Alkohol wesentlich bessere Resultate erzielen. Für die menschlichen polymorphkernigen Leucocyten kann ich diese Erfahrung durchaus nicht bestätigen. Bezügliche Versuche, die ich mit Tellyesniczkys Mischung (20) (Alcohol abs. 80%, Eisessig 20%) anstellte, ergaben regelmäßig eine ganz enorme Schrumpfung der polymorphkernigen Leucocyten, die dadurch auf die Größe der kleinen Blutlymphocyten reduziert wurden, die selbst kaum verändert waren. An dieser Reduktion schienen Kern und Cytoplasma in gleicher Weise teilzunehmen. Dieser Unterschied in der Konservierung der Leucocyten gegenüber den Lymphocyten war so auffällig und an Blut verschiedener Personen so konstant, daß er mich in dem schon lange gezogenen Schlusse bestärkte, daß die polymorphkernigen Leucocyten des menschlichen Blutes sich auch in dieser bis zu einem gewissen Grade einer biologischen Einwirkung vergleichbaren Beziehung anders verhalten als die Lymphocyten desselben Blutes. (Vgl. dazu die Guajakreaktion der Autoren, Naegeli [48], Literatur.) Nach Arnold (13) leistet für Konservierung der Granula das beste das Formol, und nach diesem die Sublimatlösungen. Pappenheim (22) wendet für Knochenmarkschnitte primär keinen Alkohol an, dagegen Sublimatlösungen mit verschiedenen Zusätzen. Für den Ausstrich zieht er Hitzefixation dem Alcohol abs. und Äther-Alkohol (NIKIFOROFF) vor, und zwar in der **RUBINSTEIN**schen[1] Modifikation.

HELLY (41) fixiert Ausstriche durch Hitze, Schnitte in ZENKERscher Lösung, der er anstatt der Essigsäure Formol beifügt. Es besteht aber zwischen den Abbildungen seiner Zellen aus Ausstrich- und Schnittpräparaten ein solcher Größenunterschied, daß man die Volumreduktion nicht mehr für physiologisch halten kann, sondern der Technik zur Last legen muß[2]. Inwieweit die Nachbehandlung, namentlich die Durchführung durch Xylol mitwirkte, läßt sich so nicht entscheiden. Immerhin dürfte ein Teil des Schadens nach meinen obigen Ausführungen auf Rechnung der Sublimatfixierung zu setzen sein. NIKIFOROFF (7) sah bei Sublimatfixierung ganz wie polymorphkernige Leucocyten aussehende Zellen, deren mehrfache (!) kleine Kerne keinerlei Struktur erkennen ließen. EHRLICH-BIONDIsche Lösung färbte sie gesättigt grün. Sie lagen so dicht im Halbkreis zusammen, daß man erst bei stärkerer Vergrößerung sehen konnte, daß sie getrennt waren. Diese Befunde von HELLY (41) und NIKIFOROFF (7) sind den Bildern, die ich bei Einwirkung der LANGschen Sublimatlösung auf überlebende Zellen erhielt, so ähnlich, daß mich die Notwendigkeit zwingt, auch für mindestens einen Teil dieser Veränderungen das Sublimat verantwortlich zu machen. Neben den Sublimatlösungen, die noch von vielen Autoren für Schnitte verwandt werden, finden wir auch Doppelfixierungen. PAPPENHEIM (22) fixiert erst unter Hitzeanwendung und nachträglich noch mit Sublimat nebst Alumin. acetic. oder Karbolzusatz bei Ausstrichen, benützt daneben noch andre Methoden. ARNOLD (13) verwendet Sublimat auch in Verbindung mit MÜLLERscher Lösung, MAXIMOW (59) mit Formol. Die meines Wissens von FLEMMING (4) in die Technik eingeführte Osmiumsäure wird teils als FLEMMINGS Gemisch, teils für sich allein, CATTANEO — bei GRIESBACH (9), NEUMANN (36), GRAWITZ (47), besonders auch LAWDOWSKY (5) als ausgezeichnetes Fixierungsmittel der äußeren Form (Osmiumdämpfe auf lebende, sich bewegende Leucocyten einwirkend) angewandt ebenso COENEN (31), HEIDENHAIN (10. 50) in Verbindung mit Sublimat. Alcohol abs. und absoluter Methylalkohol werden neben der Hitzefixation nach EHRLICH wohl in der Hämatologie am meisten gebraucht. Der Methylalkohol ist ja auch Constituens einer der gebräuchlichsten Eosin-Methylenblautinktionen, derjenigen nach **Jenner**. **Schmaus** und **Albrecht** (12) erwähnen die Blausäure als Fixierungsmittel, die zum Unterschied von andern Substanzen (H und H_2S) beim Durchströmen durch frische Gewebe die Kerne kaum verändern und gut färbbar erhalten soll. Kadaveröse Veränderungen (Caryorrhexis), die sonst oft zu sehen war, entstand nie unter der Wirkung der Blausäure, was Verfasser der momentanen Wirkung dieses Mittels, die wohl nicht zu bestreiten ist, zuschreiben. Sie geben uns damit meines Erachtens einen wichtigen Fingerzeig. Je rascher ein Fixierungsmittel eindringt und tötet, desto besser wird es bei einer so leicht veränderlichen Zelle, wie es unsre Objekte darstellen, eine Erhaltung der äußeren Form und damit eine ganz geringe mechanische Einwirkung auf die Zell- und Kernstrukturen ausüben. Absoluter Alkohol ist nun auch so ein, gegenüber wässerigen Flüssigkeiten, rasch eindringendes Mittel, weshalb ich geneigt bin, die günstige Wirkung des absoluten Alkohols auf unsre Zellen in mechanischer Beziehung auf diese Eigenschaft zurückzuführen. Neben dieser mechanischen Wirkung geht aber noch eine je nach der Zusammensetzung des Fixationsmittels verschiedene und nach ihren feineren Reaktionen nur schwer zu beurteilende chemische Wirkung parallel. Sie wird, rein theoretisch, die mechanische Wirkung zu unterstützen oder zu verringern bzw. zu modifizieren imstande sein. In dieser Beziehung sind vielleicht die Untersuchungen der Zusammensetzung von Kern und Cytoplasma, wie sie chemisch von **Hammarsten**[1] und **Kossel**, **Miescher** und besonders **E. Zacharias** ausgeführt wurden, von Wert. Da zeigt es sich nun, daß indifferente Fällungsmittel, u. a. Alcohol abs., die Nucleoproteide nicht verändern, während durch different fällende Mittel (Sublimat, Chromsäure, Pikrinsäure, Salpetersäure) diese Nucleoproteide, die normalerweise einen wesentlichen Bestandteil, und zwar den färbbaren des Kernes ausmachen sollen, zersetzt und damit organisch verändert werden. Wir sehen auch hier Alcohol abs. und Sublimat in getrennten Lagern. Ich glaube deshalb, die so günstige Wirkung des absoluten Alkohols bei unserm Objekt, der auch diejenige des absoluten Methylalkohols gleichzusetzen ist, auf ein mechanisches und ein chemisches im Sinne der Erhaltung von äußerer Form und innerer chemischer Struktur im gleichen Sinne hinwirkendes Moment zurückführen zu dürfen. Über die jedenfalls hochkomplizierte Wirkungsweise beider wesentlichen Komponenten, sowie über den Anteil, den jede von ihnen an dem Endresultat nimmt, etwas auszusagen, vermag ich nicht.

---

[1] RUBINSTEIN. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. XIV. S. 456. Nach PAPPENHEIM.

[2] Die hitzefixierten Zellen sind gut 4mal größer als die mit Sublimat behandelten. Vgl. **HELLYS** Figuren. T. VIII u. IX. Fig. 1—18.

---

[1] Ich halte mich in diesen Ausführungen an **Heidenhain** (50), S. 121 ff. Literatur daselbst. S. 213, 214.

Aus den bezüglichen Ausführungen auf S. 144ff geht zur Genüge hervor, daß es mir durchaus nicht darum zu tun ist, den Alkohol als einzig richtiges Fixierungsmittel für menschliche polymorphkernige Leucocyten hinzustellen. Ich habe vielmehr meine Befunde mit den gewöhnlichsten andern Fixierungsmitteln auch erhalten, wobei das Sublimat in jeder Beziehung (ausgenommen die etwas bessere Tinktion bei Ehrlich-Biondi-Färbung) weit zurück, an letzter Stelle steht.

Frauenfeld, im Oktober 1909.

Literaturverzeichnis.

Hier nahm ich nur diejenigen Arbeiten auf, die im Original benutzt wurden. Nur vorübergehend und nach fremden Angaben zitierte Autoren sind in den Fußnoten zu suchen. Ich habe mich bemüht, die Literaturangaben so genau als möglich zu geben, weil mir ein Fehler oder Mangel in dieser Beziehung gerade bei Abfassung dieser Arbeit oft Schwierigkeiten bereitet hat.

Benützte Lehrbücher: Gegenbaur, Anatomie des Menschen. 6. Aufl. 1895. O. Hertwig Entwicklungsgeschichte. Ph. Stöhr, Histologie. 7. Aufl. 1896. Sahli, Klin. Untersuchungsmethoden. 3. Aufl. 1901. Wesener, Medizin. klin. Diagnostik. 2. Aufl. 1907. Schmorl, Patholog. histolog Untersuchungsmethoden. 2. Aufl. 1901. Schleip, Atlas der Blutkrankheiten. Berlin, Urban u. Schwarzenberg. 1907.

Nicht zugänglich: Korschelt u. Heider, Vgl. Entwicklungsgeschichte: Kölliker, Gewebelehre. Atlanten von Pappenheim, Rieder, Arnold.

1. M. Schultze, Ein heizbarer Objekttisch und seine Verwendung zu Untersuchungen des Blutes. Schultzes Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. I. S. 1 ff. 1865.
2. C. Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. Sitzungsberichte der mathemat.-naturwissenschaftl. Klasse d. Kais. Akademie der Wissensch. Wien. LXVII. Bd. III. Abteilg. Heft 1—5, S. 100 ff. 1873.
3. J. Arnold, Über feinere Struktur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Virchows Archiv. Bd. LXXVII. 1879.
4. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig, F. C. W. Vogel. 1882.
5. M. Lawdowsky, Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes. I. Abhandlung. Virchows Archiv. Bd. XCVI. S. 60 ff. 1884.
6. J. Arnold, Über Teilungsvorgänge an den Wanderzellen ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXX. S. 205 ff. 1887.
7. M. Nikiforoff, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte des Granulationsgewebes. Zieglers Beiträge z. patholog. Anat. Bd. VIII. S. 400 ff. 1890.

8. W. Flemming, Über Teilung und Kernformen bei Leucocyten und deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. S. 249 ff. 1891.
9. H. Griesbach, Beiträge zur Histologie des Blutes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. S. 22 ff. 1891.
10. M. Heidenhain, Kern und Protoplasma. Beitrag z. Festschrift für Kölliker. 1892.
11. C. Kaiserling u. R. Germer, Über den Einfluß der gebräuchlichen Konservierungs- und Fixationsmethoden auf die Größenverhältnisse tierischer Zellen. Virchows Archiv. Bd. CXXXIII. S. 79 ff. 1893.
12. H. Schmaus u. Eugen Albrecht, cand. med., Über Caryorrhexis. Virchows Archiv. Suppl. zu Bd. CXXXVIII. S. 1 ff. 1893.
13. J. Arnold, Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarks. Virchows Archiv. Bd. CXL. S. 411 ff. 1895.
14. H. Hammerl, Über die beim Kaltblüter in Fremdkörper einwandernden Zellformen und deren weitere Schicksale. Zieglers Beiträge z. pathol. Anat. Bd. XIX. 1896.
15. J. Arnold, Über die feinere Struktur der hämoglobinlosen und hämoglobinhaltigen Knochenmarkszellen. Virchows Archiv. Bd. CXLIV. S. 67 ff. 1896.
16. H. Hirschfeld, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leucocyten. Virchows Archiv. Bd. CXLIX. S. 22 ff. 1897.
17. C. Benda u. A. Fraenkel, Klinische Mitteilungen über akute Leukämie. X. Referat d. IV. Kongresses für innere Medizin. I. u. II. Teil. S. 359 ff. 1897.
18. Ehrlich u. Lazarus, Die Anämie. Nothnagels spezielle Path. u. Ther. VIII. Wien. 1898.
19. J. Arnold, Über Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LII. Abt. I—III. 1898.
20. K. Tellyesniczky, Über die Fixierungs- (Härtungs-) flüssigkeiten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. S. 202 ff. 1898.
21. K. W. Zimmermann, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. S. 552 ff. 1898.
22. A. Pappenheim, Vergleichende Untersuchungen über die elementare Zusammensetzung des roten Knochenmarks einiger Säugetiere (nebst Bemerkungen zur Frage des gegenseitigen Verhältnisses der verschiedenen Leucocytenformen zueinander. Virchows Archiv. Bd. CLVII. 1. Heft. 1899.
23. J. Arnold, Über Granulafärbung lebender und überlebender Leucocyten. Virchows Archiv. Bd. CLVII. S. 424 ff. 1899.
24. — Der Farbenwechsel der Zellgranula, insbesondere der acidophilen. Centralblatt f. patholog. Anat. Bd. X. S. 841 ff. 1899.
25. A. Pappenheim, Von den gegenseitigen Beziehungen der farblosen Blutzellen zueinander. Virchows Archiv. Bd. CLIX. S. 48 ff. 1900.
26. J. Arnold, Über Granulafärbung lebender und überlebender Gewebe. Virchows Archiv. Bd. CLIX. S. 101 ff. 1900.
27. D. Schur, Über basophile Körnelung polymorphkerniger Leucocyten. Verhandlungsprotokoll der k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien. Wiener klin. Wochenschr. S. 1097. 1900.

28. M. Löwit, Beziehungen der einzelnen Leucocytenformen untereinander. Leucocytose, Leukämie, Pseudoleukämie (m. Literaturverz. 106 Nrn.). Lubarsch-Ostertag, Ergebnisse. Bd. VII. S. 30 ff. 1900/1901.
29. J. Arnold, Über Siderosis und siderofere Zellen, zugleich ein Beitrag zur Granulalehre. Virchows Archiv. Bd. CLXI. S. 264 ff. 1901.
30. — Über »Fettkörnchenzellen«, ein weiterer Beitrag zur Granulalehre. Virchows Archiv. Bd. CLXIII. S. 1 ff.
31. H. Coenen, Die Aleuronatpleuritis des Kaninchens. Virchows Archiv. Bd. CLXIII. S. 84 ff. 1901.
32. C. Grünberg, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leucocyten. Virchows Archiv. Bd. CLXIII. S. 303 ff. 1901.
33. L. Michaelis u. A. Wolff, Über Granula in Leucocyten. Virchows Archiv. Bd. CLXVII. S. 151 ff. 1902.
34. F. Hesse, Zur Kenntnis der Granula des Knochenmarkes bzw. der Leucocyten. Virchows Archiv. Bd. CLXVII. S. 231 ff. 1902.
35. Erich Müller, Beiträge zur Leucocytenfrage. Münchener med. Wochenschr. Nr. 35. 1903.
36. E. Neumann, Hämatolog. Untersuchungen. II. Die Variabilität der Leucocyten, zugleich ein Beitrag zur Entzündungslehre. Virchows Archiv. Bd CLXXIV. S. 41 ff. 1903.
37. C. Sternberg, Primärerkrankungen des lymphatischen und hämatopoetischen Apparates. Normale und pathologische Anat. des Blutes. Lubarsch-Ostertag, Ergebnisse. Bd. IX. II. S. 360. 1903.
38. H. Stauffacher, Einiges über Kern- und Zellstrukturen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. Heft 3. 1903.
39. J. Arneth, Die agonale Leucocytose. Münchner med. Wochenschr. Nr. 27. 1904.
40. A. Wolff, Über Leucocytengranulationen, speziell üb. Azurgranula u. Pseudomastzellengranula. Zeitschr. f. klin. Medizin. Nr. 52. S. 325 ff. 1904.
41. K. Helly, Zur Morphologie der Exsudatzellen und zur Spezifität der weißen Blutkörperchen. Zieglers Beiträge z. path. Anat. Bd. XXXVII. S. 171 ff. 1905.
42. H. Schridde, Die Körnelungen der Leucocyten des Blutes. Münchner med. Wochenschr. Nr. 26. 1905.
43. — Die Wanderungsfähigkeit der Leucocyten. Ebenda. Nr. 39. 1905.
44. — Die Darstellung der Leucocytengranula im Gewebe. Centralbl. f. path. Anat. S. 770. 1905.
45. C. Sternberg, Über das Vorkommen von einkernigen neutrophil granulierten Leucocyten in der Milz. Centralblatt f. path. Anat. S. 929. 1905.
46. V. Patella, Sui leucociti non granulosi del sangue. Turin. 1905.
47. E. Grawitz, Klinische Pathologie des Blutes. III. Aufl. Leipzig 1906.
48. O. Naegeli, Blutkrankheiten und Blutdiagnostik. Leipzig 1907.
49. V. Patella, La genesi endoteliale dei leucociti mononucleati del sangue. Siena 1907.
50. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. XVI. Bd. d. Handbuches der Anatomie von v. Bardeleben. 1. Abteilung. 1908.
51. Herm. Schridde, Über Regeneration des Blutes unter normalen und krankhaften Verhältnissen. Referat, gehalten a. d. Naturforscher-Vers. zu

Köln, 22. Sept. 1908. Originalabdruck. Centralblatt f. path. Anat. Nr. 21. S. 866 ff. Kritik dieses Ref. v. Pappenheim, Folia haematolog. Bd. VI. Heft 4. 1908.

52. Brugsch u. Schilling, Die Kernform des lebenden neutrophilen Leucocyten beim Menschen. (Beobachtungen im Dunkelfelde.) Folia haematologica. Bd. VI. Heft 4. S. 328 ff. 1908.

53. V. Schilling, Lebende weiße Blutkörperchen im Dunkelfelde. Beiträge zur normalen und degenerativen Struktur, besonders der Neutrophilen. Folia haematologica. Bd. VI. Heft 5. S. 429 ff. 1909.

54. H. Stauffacher, Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Diese Zeitschrift Bd. XCV. Hft. 1. 1910.

55. A. Maximow, Über embryonale Blutbildung. Centralbl. f. pathol. Anat. No. 4. S. 145 und Centralbl. f. pathol. Anat. No. 18. S. 817. 1909.

56. H. Schridde, Die embryonale Blutbildung. Centralbl. f. pathol. Anat. No. 10. 1909. S. 433. Schlußbemerkung etwa No. 18. S. 824. 1909.

57. F. Weidenreich, Zur Frage der embryonalen Blutbildung. Centralbl. f. pathol. Anat. No. 18. S. 824. 1909.

58. W. Dantschakoff, Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. Das lockere Bindegewebe des Hühnchens im fetalen Leben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. S. 117 mit 2 Tafeln. 1909.

59. A. Maximow, Untersuchungen über Blut und Bindegewebe I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo, bis zum Anfang der Blutbildung in der Leber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. S. 444 m. 3 Tafeln. 1909.

60. Ehrlich, Lazarus, Naegeli, Die Anämie I. Abt. I. Teil. II. Aufl. Leipzig, Hölder. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1—5. Überlebende Blutleucocyten.

Fig. 1*a*—*i*. Neun Phasen aus einer Serie von 15, während $2^1/_2$ Stunden in der feuchten Kammer beobachteten Bewegungsformen eines N. aus dem Blute eines gesunden Erwachsenen. Man sieht die je nach der Bewegungsrichtung und -intensität wechselnde Stellung und Form des Kernes, an dem bald hier, bald dort deutliche Kernbrücken zu sehen sind, die teils zwischen den Zellgranulis verschwinden, teils in feinen Granulis, die kleiner sind als die specifischen, zu endigen scheinen.

Fig. 2*a*—*b*. N. aus dem Blute eines gesunden Erwachsenen, im Begriff, einen Fremdkörper zu umgehen. Am Kern dieselben Verhältnisse wie auf Fig. 1.

Fig. 3. Eos. des gesunden Erwachsenen. Zwischen den einzelnen Kernabschnitten zum Teil äußerst feine Verbindungsfäden.

Fig. 4. N. des gesunden Erwachsenen mit wandständigem Kern und Kernbrücken. Bewegungsrichtung im Bilde nach rechts. Dort körnchenfreie Cytoplasmazunge.

Fig. 5. Großer N. des gesunden Erwachsenen, zwischen Erythrocyten durchwandernd. Kern polymorph mit Kernbrücken, namentlich auf den der Bewegungsrichtung (nach rechts unten) abgewandten Seite. Im nachschleppenden Teil der Zelle eine kleine Vacuole. An der vordersten Spitze die granulafreie Cytoplasmazone deutlich (physiolog. Kochsalzlösung 37°, hängender Tropfen).

Fig. 6—24. N. und Eos. des Blutes und Knochenmarkes, nach gefärbten Präparaten.

Fig. 6. Methylalkohol. JENNER Original (alte Lösung mit Vorherrschen der basischen Quote). N. aus dem Blute eines 20jährigen Mannes mit Streptokokkensepsis. Kernpolymorphie gering. Deutliche Scheidung in hellblauviolettes »achromat.« Caryomitom mit intensiv blau tingierten Chromiolen in ebenfalls stark gefärbter Grundsubstanz. Im oberen Kernpol eine nucleolenähnliche Anhäufung chromatischer Substanz. Abgang von Kernbrücken aus dem achromat. Kernnetz, teilweise durch den partiell nachweisbaren »hellen Hof«. Zusammenhang der Brücken durch Vermittlung intensiv blau gefärbter Körner (Plasmosomen) mit dem hellblau gefärbten Cytomitom, in dessen Maschen zahlreiche N.-Zellgranula liegen, die helllila Farbe zeigen.

Fig. 7. Alkohol, Giemsafärbung. N. aus dem Blute eines Kranken mit myeoloider Leukämie. Achromatisches Caryomitom rosa bis lila. Davon ausgehend zahlreiche Kernbrücken. Deutlich bis zum ersten dunkel braunviolett gefärbten Plasmosom. Cytomitom selbst nicht deutlich zu sehen. Dagegen die Plasmosomen der Kreuzungsstellen als dunkel violette feine Punkte, die sich durch Färbung und geringere Größe von den zwischen ihnen gelegenen spärlichen helllila Zellgranulis mit Sicherheit unterscheiden lassen. Chromatininhalt des Kernes braunviolett.

Fig. 8 u. 9. Alkohol, Methylenblau basisch. Wenig polymorphkernige N. eines gesunden Erwachsenen. Einige größere Chromatinbrocken ähnlich Nucleolen. Kernhof zum Teil zu sehen. Kernbrücken mit Anschluß an blaßblaues Caryomitom und ebenso gefärbtes Cytomitom sehr deutlich zu mehreren an jeder Zelle. In Fig. 9 eine sphärische Differenzierung mit zwei centralen größeren Körnern und »Plasmosomenkranz«.

Fig. 10. Alkohol, bas. Methylenblau. N. eines gesunden Erwachsenen mit stark polymorphem Kern. Organisation des Kernes sehr deutlich. Die beiden, das fast abgeschnürte kleinere Kernstück noch haltenden Fäden, gehören nach Lage und Färbung zum schwachblau tingierten Caryomitom, das seinerseits links unten eine Kernbrücke hervorgehen läßt. Cytomitom war nicht sichtbar (vgl. Text). Chromiolen intensiv blau in etwas heller gefärbter Grundsubstanz eingebettet, scharf gegen Caryomitom abgesetzt.

Fig. 11—13. Alkohol-Alaunkarmin (2 × 24 Std. gefärbt). Deutliche Kernbrücken mit Anschluß an das in allen Figuren sehr gut sichtbare Cytomitom. Übergang der Kernbrücken ins Caryomitom. Chromatinkörner nicht überall deutlich zu isolieren (3 N., Blut eines gesunden Erwachsenen).

Fig. 14. Alkohol. Eisenalaun-Hämatoxylin stark differenziert. N. eines gesunden Erwachsenen, Sehr regelmäßiges, scharfes Cytomitom. Kernbrücken.

Fig. 15. Alkohol. Eisenalaun-Hämatoxylin (HEIDENHAIN) mit folgender Erythrosinfärbung. N. des Blutes eines gesunden Erwachsenen. Caryomitom kaum hellgrau gefärbt. Desgleichen Kernbrücken. Graues sehr klares Cytomitom

mit dunkleren Knotenpunkten. Anschluß der Kernbrücken ans Cytomitom, in dessen Maschen die N-Zellgranula leicht gelblich gefärbt liegen.

Fig. 16. Alkohol. Eisenalaun-Hämatoxylin (Heidenhain). Kurz gefärbt mit folgender Erythrosintinktion 10″. Blauschwarzes Chromatin, bläulichgraues Caryo- und Cytomitom mit dunkleren Knotenpunkten. Kernbrücken mit Anschluß. In den Maschen des Caryomitoms die deutlich rosarot gefärbten Eos.-Granula.

Fig. 17 u. 18. Methylalkohol. Giemsa-Färbung. Chromatinkörner violettrot, deutlich helllila Caryomitom und Brücken, violettrote Endpunkte dieser. Neben den hellrosa N.-Granulis im Zellleib mehr violette ganz kleine Pünktchen wohl als Ausdruck der Cytomitomknotenpunkte aufzufassen. Letzteres selbst nicht sichtbar. (Pneumonie, Mann, 66 Jahre.)

Fig. 19 u. 20. Alcohol. abs. Ehrlich-Biondi-Färbung, zwei junge N. aus dem roten Knochenmark (Rippe) eines 10jährigen Kindes. Deutliche Scheidung von Basichromatin und Oxychromatin. Fortsätze in der Farbe des Oxychromatins, Endpunkte und kleine Plasmamicrosomen dagegen deutlich grün. Rest des diffus gefärbten Cytoplasmas leicht rosa. Färbung 18 Std. Konzentration 1 : 40. Keine Nucleolen. Dagegen einige größere Anhäufungen von Basichromatin im Kern.

Fig. 21. Alcohol abs., basisches Methylenblau. N. des Blutes eines 19jährigen Pneumonikers. Sphärische Differenzierung des Cytoplasmas mit Microsomenkranz und Centriol; ganz nahe daran am Pol der elliptischen Bildung der Endpunkt eines Kernfadens. Cytomitom teilweise sehr deutlich.

Fig. 22. Alcohol abs. Methylenblau basisch. N. aus dem Blute eines normalen Erwachsenen. Sehr deutlicher Farbenunterschied der beiden Kernanteile. Vier Fortsätze. Sphärische Differenzierung des Cytoplasmas mit Centriol, Microsomenkranz und Andeutung radiärer Steifung. Cytomitom deutlich.

Fig. 23. Methylalkohol, Giemsafärbung. N. aus dem Blute eines gesunden Erwachsenen. Abasichromat. Kernnetz deutlich. Zahlreiche Fortsätze. Microsomen des Cytomitoms, sowie Endpunkte der Kernfäden basisch wie das Chromatingerüst gefärbt. Verbindungsfäden nur spärlich sichtbar. Granula bläulich. Die beiden Hauptabschnitte durch abasichromat. Fäden verbunden. In der Konkavität des Kernes sphärische Differenzierung mit einem Centriol, Andeutung von Radiärstruktur der Sphäre, Microsomen- kranz. Die einzelnen Microsomen sind nicht alle gleich groß.

Fig. 24. Alcohol absolut. Basisches Methylenblau. N. eines gesunden Erwachsenen (Blut). Sehr deutliche Chromiolen des Chromatins in schwächer tingierter Grundsubstanz, die selbst deutlich und scharf vom achromat. Caryomitom geschieden. Kernhof teilweise zu sehen. Mehrere Kernfortsätze. Cytomitom und Plasmasomen sehr deutlich in der rechten Hälfte dicht gedrängt, mit engen Maschen. Sehr deutliche sphärische Bildung mit einem Centriol, von dem aus Radien gehen, nach rechts und unten Andeutung einer Centrierung von Microsomen höherer Ordnung.

Zur Morphologie des Nervensystems von
Polystomum integerrimum Froel.

Von

J. André.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 11 Figuren im Text.

Als ich, mit der Untersuchung der Augen von *Polystomum integerrimum* beschäftigt, mich über deren Verhältnis zu dem Nervensystem orientieren wollte, suchte ich nach geeigneter Literatur über den Bau des Nervensystems der Polystomiden. Ich konnte feststellen, daß über diesen Gegenstand nur recht wenig bekannt war, so daß es nahe lag, meine zahlreichen Präparate zu benutzen, um daran den Bau des Nervensystems von *Polystomum* nach Möglichkeit klarzustellen.

Es standen mir viele lückenlose Serien vom Vorderende des *Polystomum* zur Verfügung — Frontal-, Sagittal- und Querschnitte —, außerdem einige Frontalschnittserien durch das ganze Tier und noch etwas ungeschnittenes, in Paraffin oder Nelkenölkollodium eingebettetes Material. Als Konservierungsmittel waren wässerige Sublimatlösung, Salpetersäure-Sublimat, Zenkers Gemisch, Hermannsche Lösung und Formol + Kaliumdichromat verwendet worden. Sämtliche benutzten Präparate waren oder wurden mit Heidenhainschem Hämatoxylin tingiert und mit 10%igem wässerigen Eosin nachgefärbt. Gern hätte ich eine besondere Nervenfixierung mittels Gold oder Silber, oder eine Färbung mit Methylenblau versucht, doch besaß ich zur Zeit keine lebenden Tiere.

Entsprechend meinem Material ist meine Darstellung des Gehirns und der davon abgehenden Nervenwurzeln genauer und sicherer ausgefallen, als die Ausführungen über den übrigen Teil des Systems. Auf alle Fälle bitte ich zu beachten, daß Vorliegendes nur den gröberen

Bau der Faserstränge und Faserkomplexe behandelt und nicht eingeht auf die Ganglienzellen, die vereinzelt im Körper und in großer Anzahl als peripherer Belag der Fasercentren vorkommen.

Im Gegensatz zu meiner Beschreibung der Augen von *Polystomum integerrimum* werde ich hier auf die Literatur über verwandte Tiere kaum einzugehen haben, und zwar aus folgenden Gründen:

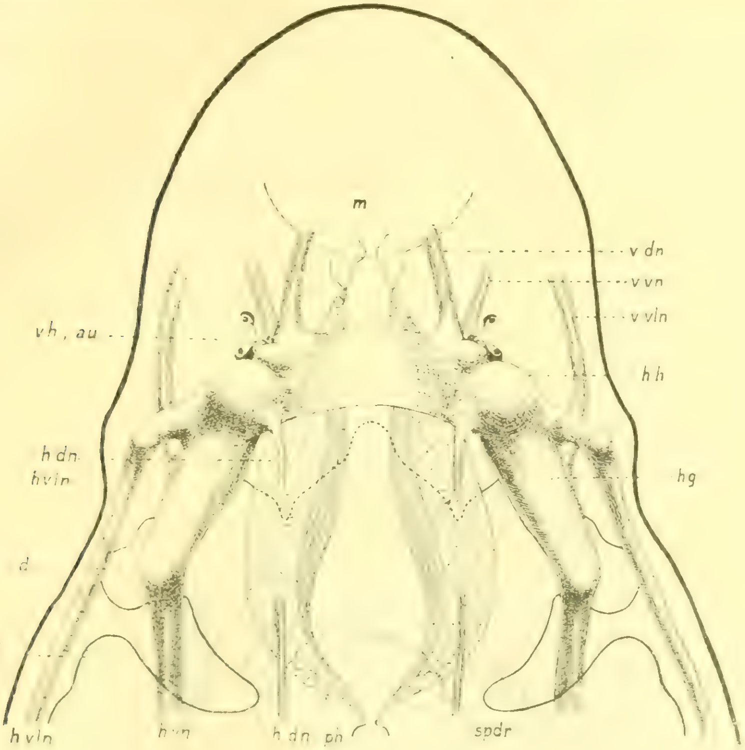
Die Gruppe der Trematoden umfaßt Tiere, die in ihrem äußeren Bau stark voneinander abweichen; die Morphologie des Nervensystems ist nun ihrerseits in hohem Maße abhängig von der Morphologie des Tieres. So kann das Vorkommen oder Fehlen eines Saugnapfes oder das Auftreten von Tentakeln das Nervensystem nahe verwandter Tiere dermaßen verändern, daß ein Vergleich unmöglich und höchstens entwicklungsgeschichtlich angängig ist. In der Tat habe ich gefunden, daß das Gehirn von *Polystomum* dem eines rhabdocölen Turbellars eher ähnelt, als dem Gehirn von *Tristomum* oder gar von *Temnocephala*. Die wenigen Daten in der Literatur, die sich auf monogenetische Trematoden ohne Mundsaugnapf beziehen, werde ich am Schlusse dieser Abhandlung kurz anführen.

Die Textfiguren 1 und 2 sollen die Innervierung des Vorderendes und besonders das Gehirn von *Polystomum integerrimum* darstellen und sich gegenseitig ergänzen. Sie sind aus freier Hand nach Modellen gezeichnet, die ich nach geometrischen Rekonstruktionen verschiedener Schnittserien aus plastischem Fensterkitt gefertigt habe. Der Umstand, daß ich auf verschiedenen Wegen zu gleichem Ergebnissen gelangt bin, dürfte für die Richtigkeit der Darstellung bürgen. Danach liegen die Verhältnisse wie folgt:

Zu beiden Seiten des Pharynx, nach seinem vorderen Ende hin, doch dieses nicht erreichend, liegen zwei mächtige Nervenmassen. Sie erstrecken sich, während der Pharynx nach hinten aufsteigt, in nahezu horizontaler Richtung, die allerdings dadurch etwas gestört wird, daß jedes Ganglion nach hinten zu sich stark verjüngt. Ihre Form gleicht der einer beiderseits stark komprimierten Birne, so daß sie in der Aufsicht (Textfig. 1), wenigstens am dickeren, vorderen Ende, viel schmäler erscheinen, als in der Seitenansicht (Textfig. 2).

Am Vorderrande sind sie durch ein verhältnismäßig breites, nervöses Band miteinander verbunden. Diese Commissur wölbt sich über den Pharynx und liegt diesem mit ihrer konkaven Seite dicht an. Ein Querschnitt durch die Brücke gleicht einer länglichen Ellipse, deren beide Pole sich spitz ausziehen; der vordere und hintere Rand sind also scharf. Zu beiden Seiten der Brücke sitzen, zwei Pfeilern vergleichbar, jedem Ganglion zwei Hügel auf, ein vorderer kleinerer (*vh*) und ein hinterer größerer (*hh*).

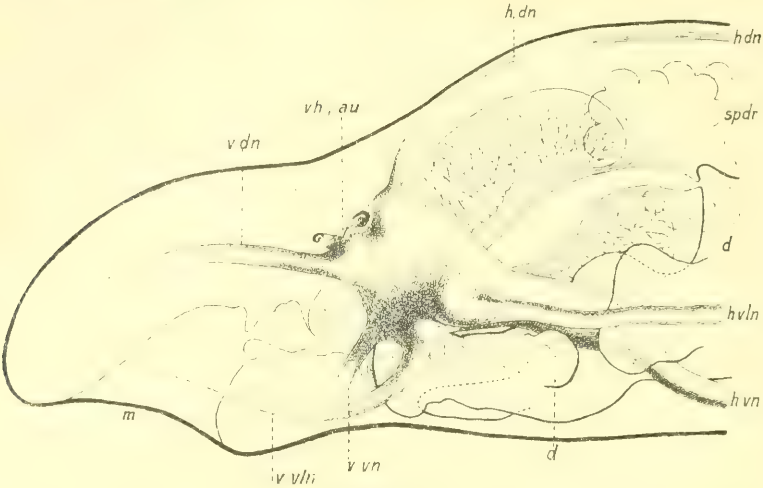
Am Fuße des vorderen Hügels, wo zugleich der Nerv des Augenpaares mündet, tritt ein starker Strang aus dem Ganglion heraus und verläuft, kaum merklich nach oben gewölbt und etwas der Mittellinie sich nähernd, in die Oberlippe, wo er sich fast plötzlich in ein feines Fasernetz auflöst.



Textfig. 1.

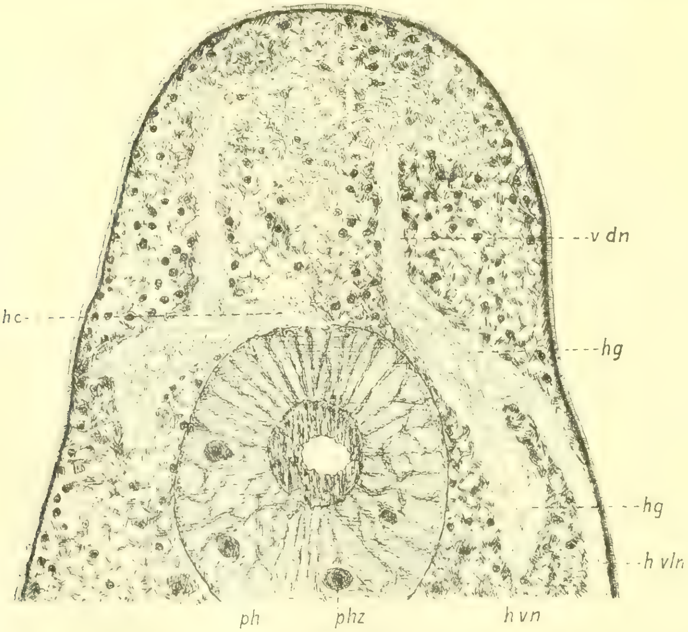
Schema des Gehirns und der davon abgehenden Nervenwurzeln; von oben gesehen. Der Darm ist mit einfacher scharfer Kontur gezeichnet, ebenso, nur etwas stärker, der Umriß des Tieres. Der Pharynx ist als optischer Schnitt dargestellt und seiner Struktur annähernd entsprechend schraffiert. Das Nervensystem ist plastisch und, entgegen allen übrigen Organen, nicht durchscheinend gedacht.

Dasselbe eigenartige Verhalten — eine unvermittelte Auflösung in ihre Fibrillen — kommt auch den beiden andern, nach vorn gerichteten Nervenstämmen zu, von denen der eine senkrecht unter dem ersten, jedoch etwas weiter hinten entspringt und ventralwärts, von der Mittellinie etwas abgewendet, in die Unterlippe sich begibt. Ich will den ersten »vorderen Dorsalnerv« (*vdn*), den zweiten »vorderen Ventralnerv« (*vvn*) nennen.


h.dn
hdn
vh, au
spdr
v dn
d
hvln
hvn
m
v vln
v vn
d

Textfig. 2.

Schema des Gehirns und der davon abgehenden Nervenwurzeln; von der Seite gesehen. Sonst wie Textfigur 1.


v dn
hc
hg
hg
h vln
ph
phz
h vn

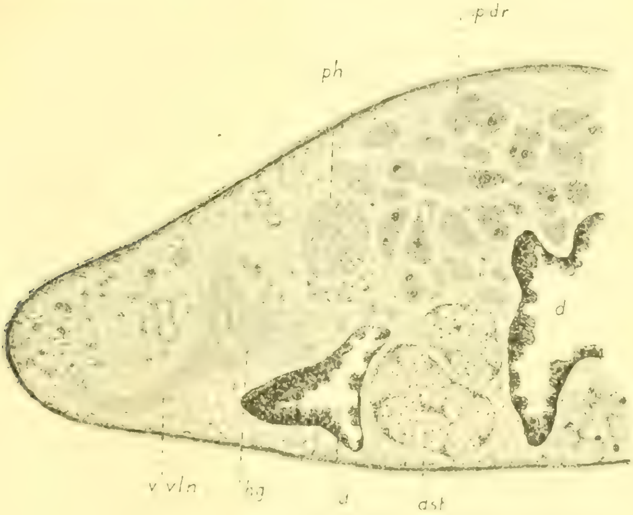
Textfig. 3.

Frontalschnitt durch das Vorderende, etwa in halber Höhe des Tieres geführt. *phz* = Pharyngealzellen.

Der dritte nach vorn gehende Nerv endlich nimmt jederseits seinen Ursprung etwa in der Mitte der Längserstreckung des Ganglions, außen und ventral, und biegt in einem nach unten stärker, nach außen schwächer gewölbten Bogen in den Seitenrand des Mundes ein; wir wollen ihn, seiner Lage gemäß, als »vorderen Ventrolateralnerven« (*vvln*) bezeichnen.

Die Fibrillen der drei vorderen Nervenpaare bilden vereint einen dichten Plexus, der wie eine Kappe der Auskleidung der Mundhöhle aufliegt und dorsalwärts und nach vorn zur Hautmuskulatur ausstrahlt.

Die Textfiguren 3 und 4 mögen als Beweis für das Gesagte dienen: Fig. 3 stellt einen nicht ganz horizontal geführten Frontalschnitt dar, der das vordere dorsale Nervenpaar (*vdn*) trifft, die Hirncommissur (*hc*) anschneidet und durch etwa die Mitte des einen (in der Figur rechten) Ganglions geht. Der den Mund innervierende Plexus erscheint auf dem Schnitt nur als ein breiter nervöser, die beiden Dorsalnerven verbindender Streifen, so daß er den irreführenden Eindruck einer queren Strangcommissur erwecken könnte.



Textfig. 4.

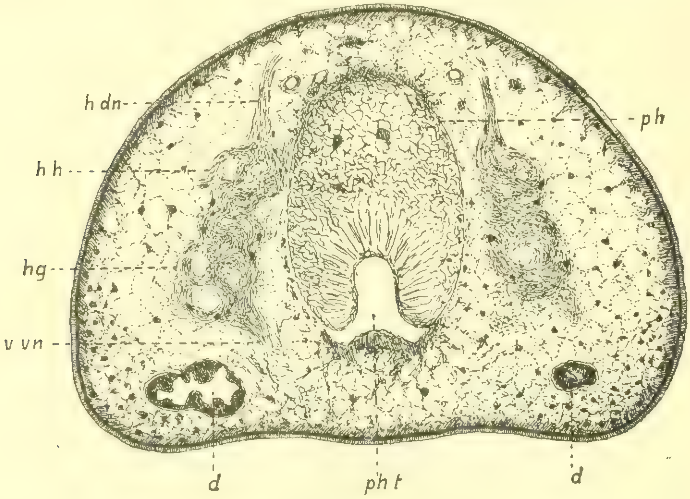
Sagittalschnitt, seitlich durch das Vorderende geführt.

Fig. 4 ist das Bild eines Sagittalschnittes, der als erster den Pharynx (*ph*) getroffen hat. Es zeigt ein dreieckiges Schnittbild vom Hirnganglion (*hg*) und von dessen Basis nach vorn abgehend den vorderen Ventrolateralnerven (*vvln*).

Dicht über dem vorderen Ventrolateralnerven zweigt sich der

»hintere Ventrolateralnerv« (*hvln*) vom Gehirn ab, und zwar in der Weise, daß er seitlich, fast senkrecht zur Medianlinie heraustritt, bald aber eine starke, beinahe rechtwinkelige Biegung macht und in horizontaler, schwach welliger Linie nach hinten verläuft, der etwas konvexen Kontur des Körpers folgend. Diese Verhältnisse sind angedeutet in der Textfig. 3, wenn auch die scharfe Biegung der Nervenwurzel nicht genügend zum Ausdruck kommt.

Die bisher besprochenen Nerven sind annähernd von gleicher Dicke. Wesentlich schwächer ist der »hintere Dorsalnerv« (*hdn*); derselbe entspringt am Fuße des hinteren, größeren Hirnhügels (*hh*) im Hinterrande der Commissur, steigt senkrecht nach oben (Textfig. 5 *hdn*), biegt nach hinten um und verläuft dann, der Mittellinie etwas genähert, dicht unter dem Hautmuskelschlauche caudalwärts (Textfig. 10).

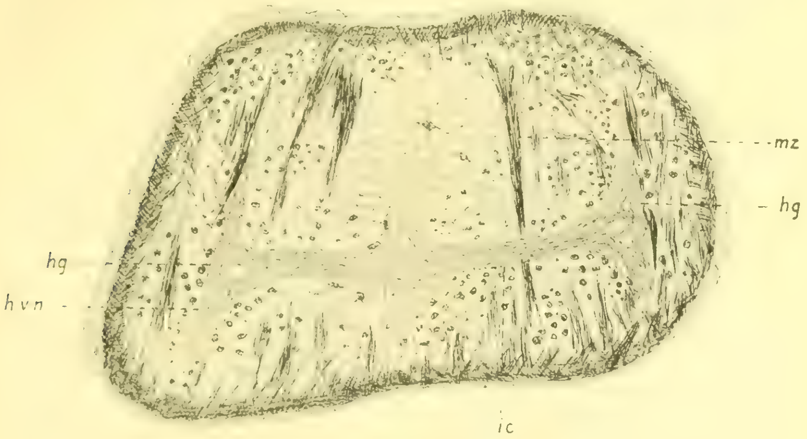


Textfig. 5.

Querschnitt durch das Vorderende in der Region der hinteren Hirnhügel. Die Ganglien sind in ihrer größten Querausdehnung getroffen; nach oben geht, vom Innenrand des hinteren Hirnhügels (*hh*) das hintere dorsale Nervenpaar (*hdn*) ab. Nur einseitig ist die Wurzel des vorderen Ventralnerven (*v vn*) getroffen. *pht*, Pharyngealtasche.

Es ist mir nicht gelungen, den Verlauf kontinuierlich zu verfolgen, da der Nerv, seiner geringen Stärke wegen, als Querschnitt kaum aufzufinden ist, Querschnitte aber, durch seinen bogenförmigen Verlauf, für jede Schnittrichtung unvermeidlich sind. Trotzdem bin ich davon überzeugt, daß es sich bei den in Textfig. 1 und 2 getrennt dargestellten Stücken (*hdn*) um ein und denselben Nerven handelt, zumal eine andre, in Betracht kommende Nervenwurzel am Gehirn nicht zu finden ist und analoge Verhältnisse bei den Trematoden sowohl wie bei den Planarien vorherrschen.

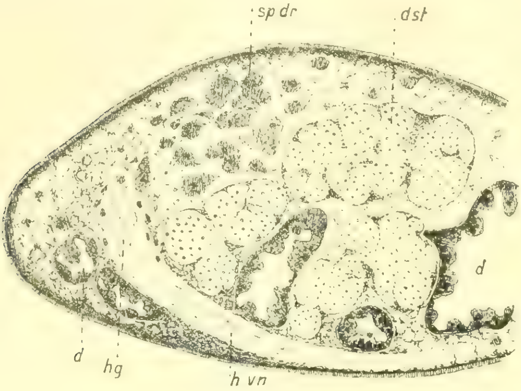
Es bliebe nun noch der dritte, nach hinten gehende Nerv zu besprechen übrig. Dieser ist der weitaus stärkste, da er die übrigen wohl um das Doppelte an Dicke übertrifft. Er bildet die direkte Fortsetzung des sich verjüngenden Hirnabschnittes, so daß man letzteren wohl auch als die verdickte Nervenwurzel auffassen könnte; dazu habe ich mich jedoch nicht entschließen können, da das Gesamtbild durchaus den Eindruck erweckt, als ob jenes Verbindungsstück von dem Gehirn anatomisch nicht zu trennen sei. Auch eine ventral, unter dem Pharynx verlaufende Commissur (sie ist in Textfig. 6 dargestellt, *ic*, in Textfig. 1 und 2 dagegen weggelassen) zwischen diesem Hirnabschnitt und seinem Gegenüber macht nicht den Eindruck einer Commissur des ventralen Nervenpaares, ihrer Stärke und einer medianen Anschwellung wegen. Sie ist daher als infrapharyngeale Hirncommissur aufzufassen, und ihre mediane, ziemlich unbedeutende Anschwellung könnte vielleicht als unteres Schlundganglion gedeutet werden.



Textfig. 6.

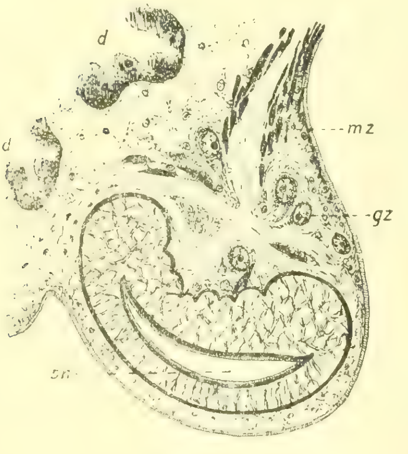
Frontaler Schnitt, durch das hintere Ende des Hirnganglions (*hg*) und die Wurzel des Ventralnerven (*hvn*) gehend. *ic*, eine infrapharyngeale Commissur des Gehirns, die median sich zu einem Plexus erweitert.

Der »hintere Ventralnerv« (*hvn*, Textfig. 1, 2, 7 und 9) verläuft von seinem Ursprung aus zuerst schräg nach unten, geht dabei zwischen dem Darm und einem seiner seitlich und nach vorn gerichteten Divertikel hindurch und kommt nun unter den Darm, dicht über den Hautmuskelschlauch der Bauchfläche zu liegen (Textfig. 7 *hvn*). Hier durchzieht er in auffallend gerader Richtung, parallel zur Mediane, die ganze Körperlänge, bis er über der endständigen Saugscheibe nach innen umbiegt und neben dem Ventralnerven der andern Seite verläuft.



Textfig. 7.

Sagittalschnitt, etwas schräg zur Mediane geführt. Es ist der Übergang zwischen Gehirn (*hg*) und dem hinteren Ventralnerven (*h vn*) und dessen Abstieg zur Bauchfläche dargestellt.



Textfig. 8.

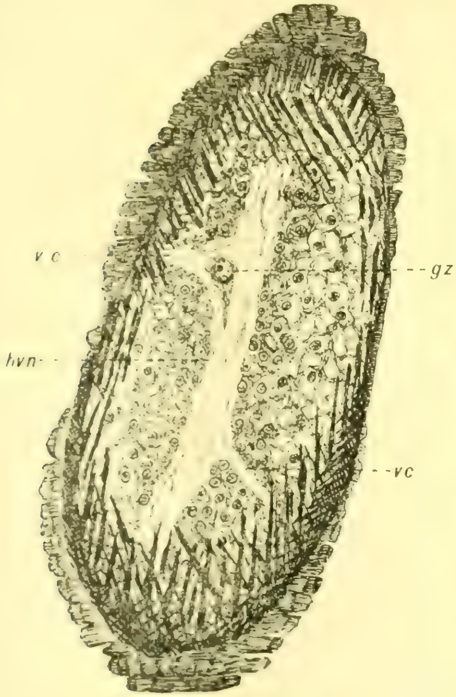
Frontalschnitt durch einen Teil der Schwanzscheibe. Der Schnitt schneidet den Saugnapf (*sn*) schräg an, so daß der über demselben gelegene Nervenknoten, seine Abzweigungen und die dazwischen liegenden Ganglienzellen (*gz*) gezeigt werden.

Beide Nerven treten vereint in die Saugscheibe ein und bilden hier einen nervösen, dorsal gelegenen Ring, der seinerseits, den Saugnäpfen entsprechend, sechs Anschwellungen aufweist. Jeder dieser Knoten stellt vermutlich, im Verein mit den ihm anliegenden großen Ganglienzellen, ein besonderes Nervencentrum für je einen Saugnapf dar. Von ihm gehen strahlig Nervenstränge aus, die ventralwärts in die konkave Innenfläche des Napfes vordringen und die Muskulatur der einzelnen Felder innervieren. Diese Verhältnisse sind in nebenstehender Figur (Textfig. 8) gekennzeichnet.

Ob das hintere ventrolaterale und das hintere dorsale Nervenpaar an der Innervierung der Saugscheibe teilnehmen, konnte ich nicht entscheiden. Ich habe zwar beide Stränge bis ziemlich weit nach hinten verfolgen können, im letzten Körperdrittel aber ihre Spur verloren.

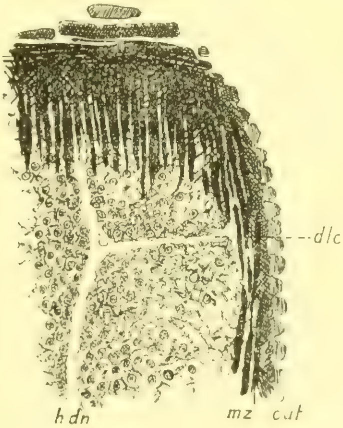
Betreffs der Commissuren zwischen den einzelnen Längsstämmen habe ich folgendes feststellen können. Die hinteren Ventralnerven sind sowohl unter sich als auch mit den Ventrolateralnerven durch Quercommissuren miteinander verbunden. Die Verbindungsbrücken zwischen dem Ventralnerv und dem ventrolateralen Strang (Textfig. 9 *vlc*) sind kräftig und scheinen in regelmäßigen Abständen aufzutreten. Die Quercommissuren hingegen, welche die beiden Ventralnerven unter sich verbinden (Textfig. 9 *vc*) sind schwach und, nach meinen Befunden, vereinzelt; nie habe ich eine solche gegenüber einer nach außen zum Ventrolateralnerven gehenden aus dem ventralen Längsstamm austretenn sehen, vielmehr schienen diese mit jenen zu alternieren (Textfig. 9).

Verbindungen der hinteren Dorsalnerven unter sich habe ich nicht gefunden, dagegen zweigen sich von jenen Querstränge ab, die seitlich, also nach dem ventrolateralen Nervenpaar gerichtet sind (Textfig. 10 *dlc*).



Textfig. 9.

Frontalschnitt flach durch die Bauchfläche. Es gehen von dem hinteren Ventralnerven (*hvn*) je eine Querbrücke nach dem Ventralnerven der anderen Seite (*vc*) und nach dem Ventrolateralnerven derselben Seite (*vlc*) ab.



Textfig. 10.

Frontalschnitt, flach durch die Rückenfläche. Der hintere Dorsalnerv (*hdn*) gibt an einer knotigen Verdickung einen Zweig (*dlc*) ab, der als Quercommissur dem hinteren Ventrolateralnerven zustrebt. *cut*, Cuticula.

Trotz meiner gegenteiligen Befunde vermute ich jedoch, daß auch die Dorsalnerven untereinander durch Querstränge anastomosieren und ebenso, daß die Anzahl der ventralen Quercommissuren annähernd die gleiche ist, wie die der zwischen Seiten- und Bauchnerv verlaufenden.

Die Nervenstränge sowohl, wie auch die Centren haben faserige Struktur; und zwar stellen sich erstere in konserviertem Zustand dar als ein ziemlich massives System feiner, vorwiegend längsgerichteter Fibrillen, während letztere aus einem spongiösen Gewebe bestehen, einem Netzwerk von Fasern, welches größere oder kleinere Vacuolen umschließt. Solche Vacuolen kommen auch zuweilen innerhalb der Längsstämme vor, und zwar in den knotig verdickten Austrittsstellen der Querbrücken. Zuweilen habe ich hier Ganglienzellen miteingeschlossen gefunden, in solchem Falle gesellen sich dann deren Ausläufer den Fasern des Nervenstranges bei (Textfig. 9 *gz*).

Sämtliche hier erwähnten Nervenstämme und deren Commissuren sind durchaus peripher, d. h. nahe der Körperoberfläche gelagert, der flache Streifschnitt in Textfig. 9 zeigt dies Verhalten deutlich: Unmittelbar da, wo die Züge des Hautmuskelschlauches auf dem Schnittbilde verschwinden, treten die Nervenstämme auf.

Von früheren Autoren kommen für die Kenntnis des Nervensystems von *Polystomum* nur E. BLANCHARD (1847), L. STIEDA (1870) und E. ZELLER (1872) in Betracht; alle drei beschränken sich jedoch darauf, ein Gehirn und ein davon nach hinten abgehendes Nervenpaar zu konstatieren.

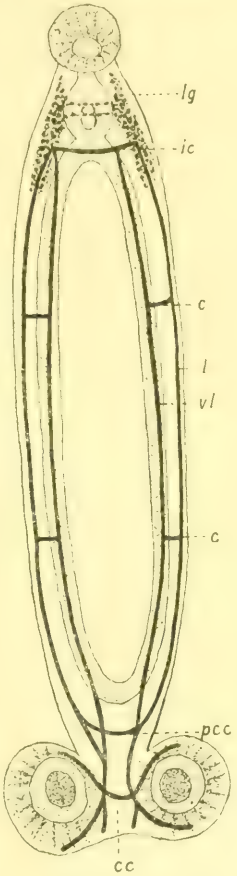
ZELLER bezeichnet letzteres als ein Paar verhältnismäßig breiter Bänder, welche an der inneren Seite der Darmschenkel bis zur Schwanzscheibe herablaufen, und hat »weniger leicht« zwei seitlich vom Schlundkopf nach vorn ziehende Stränge entdeckt.

In der späteren Literatur habe ich nichts mehr über das Nervensystem von *Polystomum* gefunden, dagegen könnten hier noch zwei Arbeiten angeführt werden, die zwei dem *Polystomum* sehr nahe stehende Trematoden, *Onchocotyle* und *Sphyranura*, behandeln.

E. O. TASCHENBERG (1879) beschreibt das Gehirn von *Onchocotyle appendiculata* als ein etwas bogenförmig gekrümmtes Band, das dicht über dem Pharynx liegt und aus zwei, durch eine Quercommissur verbundenen, gangliösen Anschwellungen besteht.

Viel eingehender beschäftigen sich R. RAMSAY WRIGHT and MACALLUM (1887) mit dem Nervensystem von *Sphyranura Osleri* und bilden ein Schema ab, welches in Textfig. 11 wiedergegeben ist. Ihre Befunde sind an lebenden jungen Exemplaren gewonnen:

Zu beiden Seiten des muskulösen Pharynx bis vor und hinter diesen, aber nicht dorsal und ventral von ihm, liegen zwei ganglіöse Zellmassen (*lg*). Diese seitlichen Ganglien sind durch zwei Commissuren, eine stärkere »suprapharyngeale« und eine schwächere »infrapharyngeale« (*ic*) miteinander verbunden. Erstere greift in der Mitte der Ganglien an, letztere verbindet das hintere Ende derselben und liegt quer über dem vorderen Darmbogen. Es sind vier Nervenstämme vorhanden, zwei auf jeder Seite. Das äußere »laterale« Nervenpaar (Textfig. 11 *l*) ist das stärkere (!) und bildet die direkte Fortsetzung der Ganglien. Das innere, »ventrolaterale« Paar (*vl*) geht von der infrapharyngealen Commissur ab. Die beiden Längsnerven je einer Seite verschmelzen miteinander, bevor sie in die Schwanzscheibe eintreten. An ihrer Vereinigungsstelle geht eine starke Quercommissur (*pcc*) von der einen Seite zur andern. Eine zweite, noch stärkere Quercommissur (*cc*) verläuft in der Schwanzscheibe selbst. Außer diesen beiden Querbrücken haben die Autoren noch vier weitere (*c* und *c'*) gefunden, jederseits zwei, die vom lateralen zum ventrolateralen Nerven führen und ihrer Lage nach die Körperlänge des Tieres in drei gleiche Teile teilen. Von dem Vorderende eines jeden Lateralganglions geht schließlich ein Fibrillenbündel, mit Ganglienzellen durchsetzt, nach vorn und erzeugt, sich verzweigend, ein äußerst dichtes Fasernetz in der Oberlippe.



Textfig. 11.

Diagram of the nervous system of *Sphyranura* from the ventral surface. (Wright and Macallum, Taf. I, Fig. 7.) *lg*, lateral ganglion, opposite the suprapharyngeal commissure; *ic*, infrapharyngeal commissure; *l*, lateral; *vl*, ventrolateral nerve-cords with their commissures C; *pcc*, the precaudal, and *cc*, the caudal commissures.

Diese Beobachtungen lassen sich mit meinen Befunden an *Polystomum* vereinigen; nur scheint es, daß bei jenen die dorsoventralen Lageverhältnisse etwas gelitten haben, was bei der Betrachtung eines lebenden Tieres mittels Immersion nicht erstaunlich sein kann.

Wir hätten den Ventrolateralnerv unserm Ventralnerven und den lateralen Strang unserm ventrolateralen zu vergleichen, und wir müßten in dem Stück der infrapharyngealen Commissur, welches zwischen dem Gehirn und der Wurzel des Ventrolateralnerven liegt, in Wirklichkeit einen Teil des letzteren erblicken, welcher dem ventralwärts gerichteten Anfangsstück unsres Ventralnerven entspräche.

Marburg (Hessen), im Oktober 1909.

Verzeichnis der zitierten und benutzten Literatur.

1847. E. Blanchard, Recherches sur l'organisation des vers. Ann. des scienc. nat. 3 Sér. Zool.

1870. L. Stieda, Über den Bau des Polystomum integerrimum. Arch. f. Anat. und Physiol. Jahrg. 1870.

1872. E. Zeller, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystoma integerrimum. Diese Zeitschr. Bd. XXII.

1879. E. O. Taschenberg, Weitere Beiträge zur Kenntnis ectoparasitischer mariner Trematoden. Aus d. Festschr. der naturf. Gesellsch. z. Halle z. 100-Jahrfeier, Halle.

1881. A. Lang, Über das Nervensystem der Trematoden. Mitt. a. d. Zool. Stat. z. Neapel. Bd. II.

1887. R. Ramsay Wright and A. B. Macallum, Sphyranura Osleri, a contribution to american helminthologie. Journ. of morphology. Vol. I. Boston.

1897. H. Bettendorf, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatom. und Ontogen. der Tiere. Bd. X.

1903. R. Wacke, Beiträge zur Kenntnis der Temnocephalen. Zool. Jahrb. Suppl. 6. Bd. III.

1904. A. Luther, Die Eumestostominen. I. Allgem. Teil (Helsingfors).

Zur Erklärung der Textfiguren.

Mit Ausnahme der Figuren 1 und 2 sind sämtliche Abbildungen unter Benutzung des Zeichenprismas hergestellt. Die Originale sind durchweg Federzeichnungen.

Für alle Figuren gültige Abkürzungen.

au, Augen;
d, Darm;
dlc, Dorsolateralcommissur, Commissur zwischen dem hinteren Dorsal- und dem Ventrolateralnerven;
dst, Dotterstöcke;
gz, Ganglienzelle;
hc, suprapharyngeale Hirncommissur;
hdn, hinterer Dorsalnerv;
hg, Hirnganglion;
hh, hinterer Hirnhügel;
hvln, hinterer Ventrolateralnerv;
hvn, hinterer Ventralnerv;
ic, infrapharyngeale Hirncommissur;
m, Mund;
mz, Muskelzüge;
ph, Pharynx;
spdr, Speicheldrüsen;
vc, Ventralcommissur, Commissur zwischen den beiden hinteren Ventralnerven;
vdn, vorderer Dorsalnerv;
vh, vorderer Hirnhügel;
vlc, Ventrolateralcommissur, Commissur zwischen dem hinteren Ventralnerven und dem Ventrolateralnerven;
vln, vorderer Ventrolateralnerv;
vvn, vorderer Ventralnerv.

Die Augen von
Polystomum integerrimum Froel.

Von

J. André.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 13 Figuren im Text.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit gaben mir HESSES »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren«. Der Verfasser sagt in seinem Schlußwort »Allgemeines«, er hoffe, daß er für den einen oder andern den Anstoß zu einem Anfang gebe, indem dieser oder jener »unter den Gesichtspunkten, die in diesen Abhandlungen die leitenden sind« an die Untersuchung weiterer Sehorgane herantrete und durch seinen Widerspruch oder seine Zustimmung beitrage zur Klärung der »hier behandelten Fragen«.

Nun hat zwar HESSE (1897) die Augen von *Polystomum integerrimum* schon behandelt, jedoch sind seine Ergebnisse, wie er sagt »leider nur durch Untersuchung frischer Tiere gewonnen«. An seinen Schnittserien konnte er trotz wiederholten sorgfältigen Durchsehens die Augen nicht auffinden, da der Pigmentbecher wegen seiner hellen Farbe am gefärbten Präparat keinen Anhaltspunkt beim Auffinden dieser Organe gab.

Durch das »leider« ist zugegeben, daß die vorliegenden Resultate nur zweifelhaften Wert haben, wenigstens, daß eine Bestätigung durch Schnittbilder wünschenswert erschien. Was die helle Farbe des Pigmentbechers betrifft, so hätte die das Suchen nach den Augen nicht erschwert, da das sehr hohe Lichtbrechungsvermögen der Pigmentkörner, namentlich bei Dunkelfeldbeleuchtung, selbst noch in Xylol und Kanadabalsam, den Pigmentbecher auffällig glänzend erscheinen läßt. Sehr wahrscheinlich aber war das Pigment der in Frage kommenden Schnitte gänzlich gelöst und weggespült, denn auch ich habe erst nach langen Versuchen das Pigment zu erhalten vermocht.

Die Augen[1] von *Polystomum*, wie die Augen der Trematoden überhaupt, sind bisher von den Forschern wenig beachtet worden. E. v. Baer (1827) erwähnt sie zuerst, spricht jedoch nur von zweien. Nach Pagenstecher (1857) sollen sie einen stark lichtbrechenden Körper enthalten. Stieda (1870) stellt ihre Existenz auf das bestimmteste in Abrede. Willemoes-Suhm (1871) hat dann wieder die Augen nachgewiesen, aber behauptet, daß sie frühzeitig verloren gehen und schon bei nur 3 mm langen Polystomeen nicht mehr zu finden seien. Ein Jahr später beschäftigt sich Zeller (1872) in seinen »Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum*« eingehender mit jenen Organen. Ich gebe seine sehr zutreffenden Ausführungen hierüber fast ungekürzt wieder:

»Auf seinem Rücken trägt das junge Tierchen vier Augen, welche bei auffallendem Lichte als vier hellleuchtende Punkte schon bei einer schwachen, selbst nur viermaligen Vergrößerung deutlich zu erkennen sind, und welche bei stärkerer Vergrößerung eine sehr eigentümlich schiefe, man könnte sagen schielende Stellung zeigen, indem die zwei vorderen rückwärts und nach den Seiten, die zwei hinteren dagegen vorwärts und nach den Seiten gewendet sind. Die beiden vorderen stehen sich etwas näher und sind beträchtlich kleiner als die hinteren. Aber sämtlich haben sie die Form dickwandiger Schälchen und zeigen bei durchfallendem Licht eine körnige Beschaffenheit ihrer Masse und eine bräunliche Farbe, während ihre Höhlung schön hellblau erscheint, mit rötlichem Schimmer. Eine Linse konnte ich nicht entdecken.«

In derselben Arbeit sagt er an andrer Stelle:

»Die vier Augen zeigen keine Spur von Größenzunahme, stellen sich vielmehr für das ausgewachsene *Polystomum* durchaus unverändert so dar, wie wir sie bei dem jungen Tierchen gefunden haben. Von dem Vorhandensein eines stark lichtbrechenden Körpers, wie ihn Pagenstecher angibt, habe ich mich nicht überzeugen können, trotz vieler Mühe, die ich darauf verwendete.«

In seiner 1876 erschienenen Arbeit über denselben Gegenstand wendet sich Zeller (1876) gegen die Ansicht von Stieda und Willemoes-Suhm, betreffend das Fehlen, bezüglich das frühe Verlorengehen der Augen:

---

[1] Ich habe mich nicht dazu entschließen können, die von Beer, Bethe und Uexküll vorgeschlagene neue Nomenklatur »Pigmentbecherocellen, Photirkolben usf.« zu verwenden, obwohl mir Beers prächtiger Vortrag: »Über primitive Sehorgane« (1901) sehr einleuchtet. Nun hätte ich wenigstens die Worte »Augen und Sehzelle« gern stets in Gänsefüßchen eingeschaltet, doch habe ich auch dieses unterlassen, da ich fürchtete ermüdend zu wirken.

»Die Augen persistieren, woran ich entschieden festhalten muß, für das ganze Leben. Sie liegen unter der Haut, ihre Höhlung zeigt ein intensives Blau. Eine Linse hatte ich früher nicht entdecken können. Ich habe mich aber jetzt von der Existenz einer solchen überzeugt. Sie liegt als ein helles, sehr kleines Kügelchen auf dem Grunde der Höhlung.«

Außer LANG (1880) und MACLAREN (1904), die sich mit den Augen andrer monogenetischer Trematoden beschäftigt haben, ist es dann HESSE (1897), der neuerdings eingehend die Augen von *Tristomum molae*, *Tristomum papillosum* und *Polystomum integerrimum* behandelt. Ich werde diese letzten Arbeiten an der Hand meiner Untersuchungen besprechen und auf HESSES Befunde am Polystomeenauge besonders eingehen.

Die in der Literatur befindlichen Angaben über das Auge der Temnocephaloiden habe ich ebenfalls berücksichtigt. Ich verzichte jedoch darauf, sie hier zu besprechen, da nach Ansicht der neueren Forscher, z. B. WACKE (1903) und MRAZEK (1906) jene Gruppe als nicht zu den Trematoden gehörig zu betrachten ist, vielmehr als eine selbständige, andern Plathelminthengruppen (Turbellaria, Trematodes) gleichwertige Abteilung angesehen werden muß, die eher zu den rhabdocölen Turbellarien als zu den monogenetischen Trematoden hinneigt. Überdies geben die Ausführungen von HASWELL (1888), WEBER (1889) und GOTO (1894) kein klares Bild sowohl der morphologischen als auch der histologischen Verhältnisse, und WACKE (1903), der die Augen von *Temnocephala novae-zelandiae* eingehend beschrieben hat, gibt eine Darstellung, die in bezug auf den Verlauf der Augennerven wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Schon vorher habe ich erwähnt, daß die Untersuchung der Polystomeenaugen an Schnitten dadurch unmöglich gemacht, bezüglich erschwert wurde, daß das Pigment bei der Konservierung und Färbung der Objekte verloren ging und so der Anhaltspunkt beim Auffinden der betreffenden Organe fehlte. Wie schwer es ist, ein aus einer oder wenigen Zellen bestehendes Auge ohne Pigmentbekleidung in einem vielzelligen Organismus aufzufinden, das deutet BEER (1901) an, wenn er dieses Beginnen mit dem Aufsuchen eines bestimmten Halmes in einem Wagen Heu vergleicht.

Nach vielen vergeblichen Versuchen ist es mir schließlich gelungen, das Pigment beim Konservieren zu erhalten und es schließlich durch Farbe und Differenzierungsmittel unversehrt hindurchzubringen. Die Augen konnten dann leicht gefunden werden. Schließlich kannte ich das Gewebe in der Umgebung der Augen: die Gefäßstämme, Muskelzüge und Nervenstränge so genau, daß ich des Pigments nicht mehr bedurfte, also keine Rücksicht mehr auf dessen Erhaltung zu nehmen brauchte.

Mittels wässeriger Sublimatlösung konservierte Vorderenden des *Polystomum*, die man schnell in Paraffin bettet, auf Schnitten kurz ($^1/_4$ Stunde) in konzentriertem Hämatoxylin Delafield färbt und mit sehr verdünntem Salzsäure-Alkohol differenziert, verlieren das Pigment nicht.

Später habe ich dann mit Platinosmiumessigsäure, mit Salpetersäure-Sublimat, mit Zenkers Gemisch und Formaldehyd + Kaliumbichromat konserviert und mit Heidenhains oder verdünntem Delafields Hämatoxylin gefärbt. Eine Nachfärbung mit Eosin erwies sich als sehr vorteilhaft zum Hervorheben der Stiftchenkappe und zur Charakterisierung der Muskelzüge.

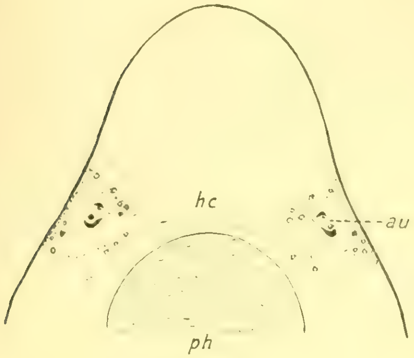
Die von mir verwendeten Schnitte waren 2—8 μ dick. Eine Untersuchung an Totalpräparaten, sowie am lebenden erwachsenen Tiere (junge Tiere standen mir nicht zur Verfügung) hatte keinen Erfolg, da das umgebende Gewebe, zumal der stark pigmentierte Darm, das Bild arg trübt.

Was die Lage der vier Augen anbetrifft, so kann ich auf das von Zeller (1872, 1876) Gesagte Bezug nehmen und bestätigen, daß sie dorsal im Vorderende, zu beiden Seiten des Pharynx liegen, und daß sie angeordnet sind als die vier Eckpunkte eines niedrigen Trapezes, dessen breite Basis dem Kopfende abgewandt ist.

Die beiden vorderen, kleineren Augen erscheinen flach sichelförmig und sind nach hinten und außen gerichtet, während das hintere Paar, von etwa der doppelten Größe und von halbmondförmiger Gestalt, nach vorn und außen gewendet ist (Textfig. 1).

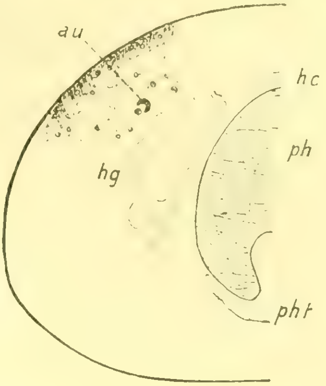
Sämtlich liegen sie tief im Parenchym, weit unter Cuticula und Hautmuskelschlauch, hingegen ziemlich dicht am Nervencentrum (Textfig. 2 und 3).

Von dem intensiven Blau und dem rötlichen Schimmer, den Zeller (1872, 1876) dem Innern des Pigmentbechers lebender Tiere zuschreibt, habe ich nichts gesehen. Das ist wohl auf Rechnung des Umstandes zu setzen, daß ich mich darauf beschränken mußte, erwachsene Polystomeen zu untersuchen, was insofern ein Nachteil ist, als die Augen mit dem Alter des Tieres relativ kleiner und so die Beobachtungen am totalen Objekt erschwert werden. Auch Hesse (1897) betont stark, daß »der Innenraum des Pigmentbechers lebhaft gefärbt« sei: »Sieht man von oben in den Pigmentbecher hinein, so erblickt man in der Mitte einen schön blauen Fleck, rings umgeben von einem roten Rande; sieht man jedoch den Pigmentbecher von der Seite an, so schmiegt sich der rote Rand der konkaven Grenze des Pigmentbechers an und die blaue Färbung erfüllt dann den noch übrig bleibenden Becherraum. Die Vergleichung dieser beiden Bilder ergibt, daß der Pigmentbecher innen zunächst mit einer rotgefärbten Schicht überzogen ist und der noch übrige Hohlraum dann die blau gefärbte Substanz enthält. Nie geht eine der Farben über den Becherrand hinaus.«



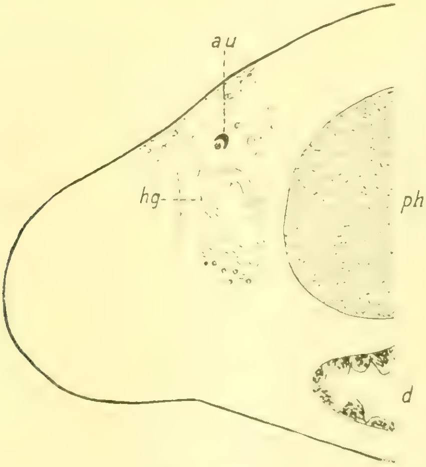
Textfig. 1.

Frontalschnitt durch das Vorderende, die Lage der Augen zeigend.



Textfig. 2.

Querschnitt durch das Vorderende in der Augenregion. *pht*, Pharyngealtasche.

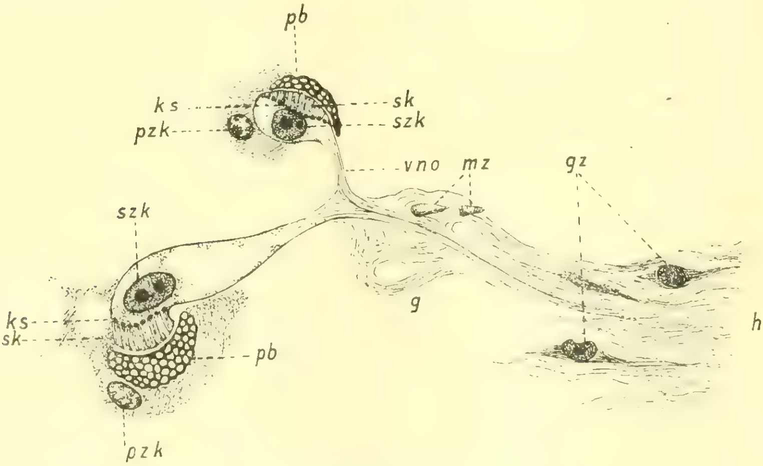


Textfig. 3.

Sagittalschnitt durch das Vorderende; *d*, Darm.

Zwar bewegen sich die Augen am lebenden Tiere ziemlich lebhaft, doch habe ich nie bemerken können, daß diese Bewegung unabhängig von den steten Kontraktionen des ganzen Körpers vor sich ginge, wie das Lang (1880) bei *Tristomum molae* beobachtet zu haben scheint. Auch Maclaren (1904) hat den Wechsel in der Stellung der Augen bei *Diplectanum* auf die »ganzen Bewegungen des Tieres« zurückgeführt, da Muskelfasern keine direkte Verbindung mit den Augen hätten.

Wie ich schon früher angegeben habe, konnte der innere Bau der Augen nur an Schnittpräparaten studiert werden; und zwar waren zur Ergründung des morphologischen Aufbaues dickere Schnitte von Vorteil, während zur Feststellung histologischer Feinheiten Schnitte von 2—3 μ als notwendig sich erwiesen. Außerdem war eine Kombination aufeinander folgender Schnitte stets vonnöten, so daß die Erlangung lückenloser Serien angestrebt werden mußte.



Textfig. 4.

Die beiden Augen einer Seite; halbschematisch. (Vergrößerung etwa 1300 fach.)

Textfig. 4 zeigt das halbschematische Bild eines Augenpaares. Es geht daraus hervor, daß beide Augen gleich zusammengesetzt sind aus je

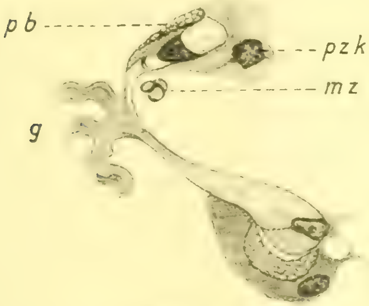
1) einem Pigmentbecher mit zugehöriger Matrixzelle,
2) einer Sinneszelle (Sehkolben), die einerseits mit dem Perceptionsorgan (Stiftchenkappe) ausgerüstet ist, anderseits in einen Nerv (Stiel des Sehkolbens, Sehnerv) sich auszieht.

Die Nerven beider Augen gehen vereint durch eine ganglöse Anschwellung hindurch und treten in die über dem Pharynx verlaufende Commissur der beiden Hirnhälften ein.

Die Zelle, welche den Pigmentbecher ausscheidet, ist, namentlich am hinteren Auge, stets deutlich zu erkennen. Ihr dichtes Protoplasma umschließt fest die konvexe Seite des Bechers und schmiegt sich außerdem, über diesen hinaus, dem sich verjüngenden Teile des Sehkolbens an (Textfig. 5).

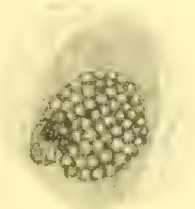
Der Kern ist von mittlerer Größe; er weist ein lockeres Chromatingerüst auf und besitzt einen Nucleolus. Er liegt stets außerhalb des Pigmentbechers, diesem dicht an.

Der Pigmentbecher selbst erscheint äußerst kompakt; wie eine massive Schale liegt er im Plasma seiner Mutterzelle. Selbst an Schnitten, deren Pigment sich gelöst, zeigt er sich als scharf umschriebene Sichel, die noch einen schwachen Glanz aufweist und kaum Farbe annimmt. Man könnte da auf den Gedanken kommen, daß die Pigmentkörner in ihrer Gesamtheit von einer besonderen Membran umschlossen seien.



Textfig. 5.

Frontalschnitt; das vordere und hintere Auge einer Seite (Vergrößerung etwa 900 fach.)



Textfig. 6.

Frontalschnitt, der den Pigmentbecher ventral anschneidet und außer dessen Zusammensetzung das Plasma und den Kern der Pigmentzelle zeigt. (Vergrößerung etwa 900 fach.)

Die Körner sind mehr oder weniger kugelig; sie schließen sich in großer Anzahl eng aneinander an, ohne eine bestimmte Anordnung in Reihen erkennen zu lassen (Textfig. 6). An dickeren Schnitten, wo mehrere Lagen übereinander liegen, hat man etwa den Eindruck von einem kristallenen Korbgeflecht (Textfig. 8 und 9). Der hohe Glanz ist dem starken Lichtbrechungsvermögen der Pigmentsubstanz, vielleicht auch noch einem besonderen Schliff der Körner zuzuschreiben; aus demselben Grunde auch erscheinen die sonst bernsteingelben Körner im auffallenden Licht silberweiß. Das Pigment ist sehr wenig widerstandsfähig; schon stark verdünnte Säuren lösen es in verhältnismäßig kurzer

Zeit auf, ebensowenig verträgt es Alkalien. Delafields Hämatoxylin sowohl, wie Heidenhain bringen es zum Verschwinden.

Über den Pigmentbecher des vorderen Auges ist nur noch wenig hinzuzufügen: Seine Gestalt ist nicht so konstant, stets aber erscheint er bedeutend flacher und viel kleiner als der des hinteren Auges. Zuweilen entbehrt er jeglicher Wölbung, so daß er auf Schnitten als gerade Leiste erscheint. Die Becherzelle festzustellen ist mir nicht mit wünschenswerter Sicherheit gelungen, denn wenn auch, analog den Verhältnissen beim Hinterauge, ein dichter umgrenzter Plasmakörper sich an den Pigmentbecher anschließt, so liegt doch dessen Hauptmasse und Kern stark nach der pigmentfreien Seite des Sehkolbens hin verschoben (Textfig. 5). Trotzdem habe ich den Eindruck gewonnen, daß es sich hier um die fragliche Zelle handelt.

Gewiß haben alle Forscher, die sich mit den Augen monogenetischer Trematoden beschäftigten, die Sinnneszelle, oder wenigstens Teile davon gesehen. Durchweg aber haben sie vermutlich die Verhältnisse unrichtig gedeutet.

So findet Pagenstecher (1857) im Innern des Pigmentbechers bei *Polystomum* einen stark lichtbrechenden Körper, von dessen Existenz auch Zeller (1876) sich schließlich überzeugt. Beide Forscher hatten hier wahrscheinlich den Kern der Sehzelle vor sich. Lang (1880) beschreibt das Auge von *Tristomum coccineum* und bildet eines ab (Taf. III, Fig. 2). Er findet: eine schüssel- oder becherförmige Pigmentanhäufung, welche einen kugeligen oder ovalen lichtbrechenden Körper umschließt, der bei den vorderen Augen nach hinten, bei den hinteren nach vorn gerichtet ist. An diesen lichtbrechenden Körper, in dessen Innerm man Andeutungen von Stäbchen und Kernen wahrnimmt, schmiegt sich »eine typische Ganglienzelle als Retina« an. Den vorliegenden Text Langs könnte ich, abgesehen von den »Andeutungen von Kernen«, welche quer getroffene Stäbchen sein mögen, ohne weiteres unterschreiben, nicht aber seine Figur, aus der hervorgeht, daß die »typische Ganglienzelle« nicht an den lichtbrechenden Körper »sich anschmiegt«, sondern von diesem durch einen Zwischenraum getrennt ist. Ob nun dieser Zwischenraum ein Kunstprodukt ist, oder ob Hesse (1897) recht hat, wenn er sagt, der lichtbrechende Körper entspräche offenbar der Sehzelle, dagegen habe die Ganglienzelle nichts mit dem Auge zu tun, sondern sei eine der zum Gehirn gehörenden, in der Umgebung der Augen liegenden Ganglienzellen, — das bleibe dahingestellt. Auf alle Fälle kommt es hier auf die Richtung des Schnittes an, über die Lang keinen Aufschluß gibt. Braun (1893) hält ihn für einen Längsschnitt (Erklärung zu Taf. VIII. Fig. 7); in diesem Falle könnte die typische Ganglienzelle LANGS wirklich die Sehzelle sein, von der der lichtbrechende Körper, die Stiftchenkappe, losgerissen wäre. Nun ist aber auf LANGS Abbildung der nervöse Fortsatz der Augenganglienzelle zu sehen, von dem er sagt, daß er sich »nach unten ins Gehirn begibt«. Danach müßte das Bild einem Querschnitt des Tieres entnommen sein, und für diesen Fall könnte HESSE recht haben, da meinen Beobachtungen nach der wirkliche Nerv (das gilt allerdings für *Polystomum*) in gleicher Höhe mit den Augen verläuft und mündet.

MACLAREN (1904) geht in seinen Beiträgen zur Kenntnis einiger Trematoden auf die Augen von *Diplectanum aequans* ein, während er bei *Nematobothrium molae* keine Augen erwähnt. Er bezeichnet den histologischen Bau der Augen als sehr einfach und ähnlich demjenigen von *Tristomum molae*. Deshalb werden LANGS (1880) Ausführungen über das Tristomeenauge wörtlich zitiert und hinzugefügt, daß bei *Diplectanum* die zum Gehirn gehenden Fasern der Sehzellen, sowie der Stiftchensaum der letzteren nicht gefunden worden seien.

HESSE (1897) hat dann die Trematodenaugen seiner großzügigen Theorie untergeordnet und hat wohl das Richtige getroffen. Seine Belege betreffen *Tristomum molae* und *Tristomum papillosum*, die Erfahrungen am Polystomeenauge sind nicht allzu reich. Er hat den Begriff »Sehzelle« eingeführt und das Wort geprägt.

Nach HESSE weist sowohl das Auge von *Tristomum molae*, als auch das von *Tristomum papillosum* eine einzige Sehzelle von länglicher Gestalt auf, die mit ihrer Längserstreckung in der Richtung der Becherachse liegt. Der Kern ist groß und enthält ein dunkel färbbares Kernkörperchen. Ihr Plasma ist ausgesprochen fibrillär gebaut. An der Stelle, wo die Zelle dem Pigmentbecher anliegt, bei *Tristomum papillosum* noch darüber hinaus, zeigt ihr Rand einen fein gestreiften Saum.

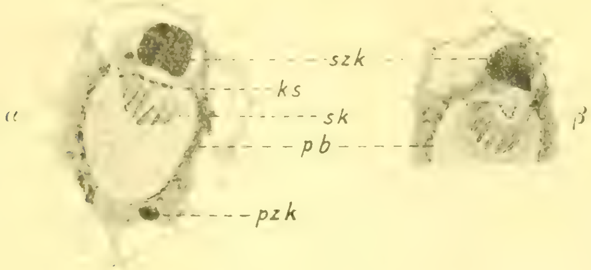
Auch bei *Polystomum integerrimum* vermutete HESSE das Vorhandensein einer Sehzelle, als er bei seitlicher Ansicht des Pigmentbechers, vor der Becheröffnung einen hellen, ziemlich scharf umgrenzten Hof, das Halbrund des Bechers zur Scheibe, oder körperlich die Halbkugel zur Kugel ergänzend, liegen sah. Eine scheibenförmige Stelle, die durch eigenartige Lichtbrechung in dem hellen Hofe deutlicher hervortrat, sprach er als den Kern der Sehzelle an. Ob auf Zusatz von Essigsäure im Kern oder in der Sehzelle einzelne lichtbrechende Körperchen auftraten, geht mit Sicherheit aus HESSEs Text nicht hervor.

Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier in der Tat um Sehzelle und deren Kern, fraglich ist dagegen, ob der helle Stiel, den **Hesse** bisweilen, ähnlich dem Halse einer Retorte, von dem hellen Hof abgehen sah, dem Sehnerven entspricht. Zum mindesten deckt sich die in Fig. 31 (Taf. XXVIII) dargestellte Krümmung des Kolbenstiels mit meinen Beobachtungen am konservierten Material nicht. Der Sehkolben stellt sich vielmehr dar als eine etwa flaschenförmige Zelle mit scharfem Umriß, deren eines Ende (der Flaschenhals) sich in der Richtung des Zellkörpers zum Nerven auszieht (Fig. 5). Im entgegengesetzten Ende ist der Zellkern gelegen, ein großer Kern mit zwei deutlichen, ansehnlichen Kernkörperchen. Der Querschnitt des Kernes ist rund bis oval, die Nucleolen zeigen sich auf Schnitten als kreisförmige Scheiben. Das Chromatin ist feinkörnig und erfüllt in gleichmäßiger Verteilung dicht den ganzen Kern. Was nun das Plasma der Sehzelle anbetrifft, so ist daran keine Spur von fibrillärer Struktur zu bemerken, vielmehr ist es äußerst locker und schwammig aufgebaut und umschließt große Vacuolen (Fig. 5). An den beiden Polen wird das Plasmagewebe etwas dichter und die Zwischenräume kleiner. Diese Verhältnisse, welche für Sublimat- wie Formolpräparate gelten, sollen besonders betont werden, da **Hesse** für die Sehzellen der beiden Tristomeen deutlich fibrillären Bau nachgewiesen hat. Am breiten Ende des Kolbens, da, wo er mit schwacher Biegung im Pigmentbecher verschwindet, finden wir eine besondere Differenzierung:

An mit Eosin nachgefärbten Schnitten fällt eine intensiv rote Schicht auf, die einerseits die Höhlung des Pigmentbechers erfüllt und bis beinahe an dessen konkave Wandung herantritt, anderseits mit der Sehzelle zusammenhängt, aber so, daß eine deutliche Grenze zwischen beiden besteht (Fig. 5). Die Grenze wird von einer sehr stark färbbaren, bei Hämatoxylinfärbung schwarz erscheinenden, körnigen Linie gebildet. Dünne, 2—3 μ dicke Schnitte, die in günstiger Richtung geführt sind, zeigen nun, daß jene eosinophile Schicht nicht homogen, sondern aus parallel gerichteten stabförmigen Elementen zusammengesetzt ist. Von meinen Präparaten stellt das als Fig. 7 abgebildete am besten dies Verhalten dar; es haben sich nämlich hier die Stäbchen, vermutlich durch leichte Schrumpfung, etwas voneinander abgehoben, so daß zwischen je zweien ein schmaler Zwischenraum entstanden ist. Die Fig. 7 α und 7 β sind Bilder ein und desselben Schnittes, jedoch bei 1/12 homog. Immers. und Kompens.-Oc. VIII durch verschiedene Einstellung gewonnen und mit viel Sorgfalt mittels Zeichenprismas wiedergegeben. Es soll daran, abgesehen von den

Stäbchen selbst, gezeigt werden, daß deren Ansatzfläche zu der schwarzen Körnerschicht in irgendwelcher Beziehung steht. Daß dies der Fall, geht meines Erachtens deutlich aus Fig. 7β hervor, wo die körnige Linie der Ansatzgrenze der Stäbchen in einem Winkel folgt.

Offenbar haben wir hier die Stiftchenkappe vor uns, welche Hesse an den Sehzellen fast aller von ihm untersuchten Plathelminthenaugen gefunden hat. Bei *Tristomum papillosum* zeichnet er einen Stiftchensaum, der nicht nur über die Berührungsfläche von Sehzelle und Pigmentbecher weit hinausgeht, sondern auch noch im Innern des letzteren eine mehrfache Faltung aufweist, wahrscheinlich zwecks Vermehrung der Stiftchen und Erhöhung der Lichtempfindung des ganzen Organs. Der Sehkolben von *Tristomum molae* trägt nach Hesse einen auf das Bereich des Pigmentbechers beschränkten, äußerst feinen Stiftchensaum; merkwürdigerweise ist dessen Breite völlig unregelmäßig.



Textfig. 7 α und β.

Schräger Frontalschnitt durch den Pigmentbecher, Stiftchensaum und Sehzellkern eines hinteren Auges. Das Pigment ist gelöst. (Vergrößerung etwa 1300 fach.)

Auch bei *Polystomum integerrimum* vermutet Hesse einen Saum percipierender Elemente. Er geht aus von dem Vorhandensein eines solchen bei den Tristomeen und kommt dann auf den früher erwähnten »roten Saum, der der inneren Becherwandung sich anschmiegt«, zu sprechen. Er weist darauf hin, daß bei den Augen von *Planaria torva* die Stiftchenkappe mit rotem Farbstoff durchtränkt erschien und fragt sich, ob das Rot der Polystomeenaugen nicht etwas ähnliches bedeuten könne. Ein physiologischer Vergleich des roten Farbstoffes mit dem Sehpurpur des Wirbeltierauges, der ihm bei *Planaria torva* mißlang, ist ihm bei den jungen Polystomeen geglückt: Die Farbenintensität der Augen von Würmern, die der dunklen Froschharnblase frisch entnommen waren, nahm merklich ab, als er die Tiere in physiologischer Kochsalzlösung 4 Stunden lang dem diffusen Tageslicht aussetzte. Hesse schließt: »Diese rote Kappe, die die Sehzelle, soweit sie im Pigmentbecher steckt, überzieht, würde also vielleicht einer Stiftchenkappe zu vergleichen sein. — Wie die blaue Farbe zu erklären ist, weiß ich nicht.«

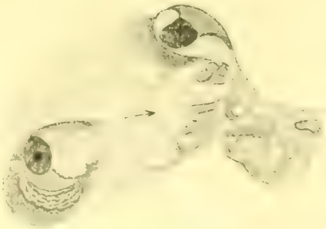
Wenn mir auch das letzte Experiment sehr einleuchtet, zumal ich bei *Dendrocoelum lacteum* gleiche Verhältnisse beobachtet habe, wie Hesse bei *Polystomum* (das Augeninnere frisch unter faulenden Blättern hervorgeholter Dendrocölen wies eine deutlich rote Färbung auf, welche im hellen Aquarium allmählich verblaßte und schließlich verschwand), so deckt sich Hesses Deutung des roten Saumes als Stiftchenkappe doch keineswegs mit meinen histologischen Befunden. Vielmehr wäre der Lage nach die Stiftchenkappe identisch mit dem blauen Teil des Auges, eventuell den roten Saum miteinbegriffen.

Welche Bedeutung der dunkel färbbaren Körnerschicht zwischen Sehzellkörper und Stiftchenkappe zukommt, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich hätte gedacht, daß es sich vielleicht um Basalkörperchen der nervösen Stiftchen handelt, wie man solche am Grunde der Epithelcilien gefunden hat, zumal ihre Anzahl den vorhandenen Stäbchen zu entsprechen scheint. Hesse (1897) hat im Auge von *Drepanophorus spectabilis* am Rande des Kolbens, zwischen diesem und der Stiftchenkappe eine dunkle Linie gesehen, »die aus lauter einzelnen Pünktchen besteht«. Nun fährt er aber fort: »Die Zwischenräume zwischen diesen Pünktchen entsprechen den einzelnen Fäserchen.« Wenn dem so ist und dasselbe in meinem Falle vorläge (was ich weder bestreiten noch zugeben kann), so könnte natürlich von Basalkörperchen nicht die Rede sein.

Über das dem Pigmentbecher abgewandte Ende der Sehzelle ist weiter nichts zu berichten, als daß es in den Sehnerv allmählich übergeht und mit diesem Übergang seine wabige Struktur zugunsten einer fibrillären einbüßt (Fig. 5).

Was bisher über die Sehzelle gesagt ist, galt in erster Linie dem hinteren Auge. Die des vorderen Auges ist in allen Stücken in gleicher Weise zusammengesetzt, nur in der Form unterscheidet sie sich von jener. Sie hat mehr die Form eines Kolbens mit kurzem Stielansatz. Der große, in der Mitte gelegene Kern teilt sie gewöhnlich in zwei Hälften, die wegen ihres geringen Plasmagehaltes bei oberflächlicher Betrachtung wie zwei große Vacuolen erscheinen (Fig. 5 und 8). Stiftchenkappe und Körnerschicht sind auch hier stets vorhanden.

Während Lang (1880) die Augen von *Tristomum molae* im Gehirn selbst liegen sieht und den Verlauf der Augennerven dorsoventral ins Innere der Punktsubstanz verlegt, macht Hesse (1897) an demselben Tiere folgende Beobachtung: »Das Gehirn ist von einer starken, wohl bindegewebigen Kapsel umgeben. Diese Kapsel liegt jedoch dem Gehirn nicht dicht an, sondern es bleibt zwischen dem Teile des Gehirns den man als Punktsubstanz zu bezeichnen pflegt, und der Kapsel ein ziemlich weiter Zwischenraum, der von einer netzförmigen oder schaumigen Füllmasse eingenommen wird. In dieser Füllmasse liegen die verhältnismäßig wenigen, zum Gehirn gehörigen Ganglienzellen und auch die beiden Augenpaare.« Später sagt er dann von der Sehzelle: »Die Zelle zieht sich in einen Nervenfortsatz aus; dieser verläuft bei dem vorderen Auge schräg nach hinten und unten, bei dem hinteren Auge biegt er ziemlich scharf um und zieht, mit jenem vereinigt, zu dem Gehirn, in dessen Punktsubstanz sie beide eindringen.« Bei *Tristomum papillosum,* dessen Augen »in unmittelbarer Nähe des Gehirns liegen«, hat Hesse jene faserige Kapsel nicht gefunden.



Textfig. 8.

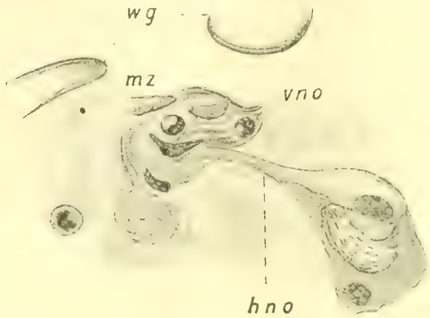
Frontalschnitt durch das Vorderauge, welcher zugleich das hintere Auge und das Ganglion anschneidet. Der Pigmentbecher des vorderen Auges ist nicht zu sehen. (Vergr. etwa 900 fach.)

Bei *Polystomum integerrimum* liegen die Verhältnisse folgendermaßen:

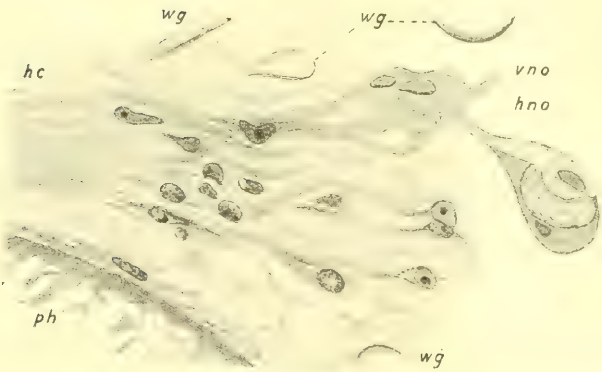
Eine bindegewebige, das Gehirn umschließende Kapsel ist nicht vorhanden. Die Augen liegen im gewöhnlichen Parenchymgewebe, verhältnismäßig nahe am Gehirn (Fig. 1, 2 und 3). Mit diesem sind sie durch die Sehnerven verbunden, und zwar so, daß der Nerv des großen, hinteren Auges in einem schwachen, nach hinten geöffneten Bogen oder sehr stumpfen Winkel sich zu der über den Pharynx gewölbten Commissur der beiden Hirnhälften begibt (Fig. 11), während der Nerv des Vorderauges in flacher **S**-Linie nach hinten sich wendet (Fig. 12) und, nachdem er den ersteren getroffen, mit diesem zusammen seitwärts verläuft.

Da, wo beide Nerven sich begegnen, treten sie in einen nervösen Komplex ein, dessen Verbindungsbrücke mit dem Gehirn sie auf ihrem weiteren Verlauf begleitet (Fig. 9 und 10). Jener Nervenkomplex, der innen aus spongiöser Fasermasse besteht (Fig. 10) und außen mit typischen Ganglienkernen belegt ist (Fig. 9), macht ganz den Eindruck eines Ganglion opticum, und ich würde ihn auch als solches bezeichnet haben, wenn die beiden nervösen Stränge sich in ihm auflösten. Dies ist aber nicht der Fall, vielmehr kann man an geeigneten Präparaten die zwei Nerven durch ihn hindurch bis zur Hirncommissur verfolgen (Fig. 11 und 12).

Zum besseren Verständnis meiner Abbildungen möchte ich an dieser Stelle bemerken, daß auch ich, wie schon Lang (1880), des öfteren Ganglienkerne gefunden habe, die halbmond- oder sichelförmig waren; in diesen Fällen ergänzte, wie schon Lang gefunden, eine Vacuole die Kontur des halbmondförmigen Kernes zu einem Kreis. Lang vermutet, daß hier Schrumpfung vorliegt. Jener Veränderung unterliegt auch

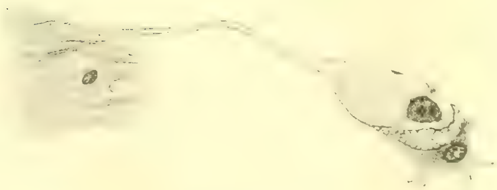


Textfig. 9.



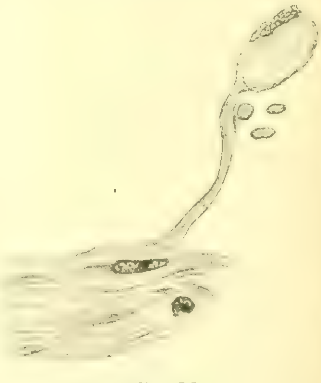
Textfig. 10.

Zwei aufeinander folgende Frontalschnitte durch das im Verlauf der Augennerven liegende Ganglion. Fig. 9 zeigt dessen äußeren Ganglienzellenbelag, Fig. 10 die central gelegene vacuolige Fassermasse und die zur Hirncommissur führende Brücke. (Vergrößerung etwa 900 fach.)



Textfig. 11.

Fig. 11. Ein Frontalschnitt, der den Verlauf des hinteren Augennerven zeigt. Fig. 12 stellt den Verlauf des vorderen Augennerven dar. In beiden Fällen ist das Ganglion weggelassen. (Vergrößerung etwa 900 fach.)

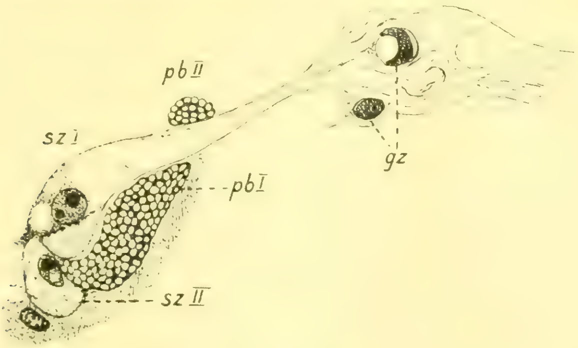


Textfig. 12.

zuweilen der Kern der vorderen Sehzelle, den Kern der hinteren habe ich nie in dieser Weise verändert gefunden.

Lang (1880) spricht bei *Tristomum molae* von Augenmuskeln und hat auch solche abgebildet. Auch ich habe hinter dem vorderen Auge, dicht an dessen Nerven angeschmiegt, konstant einen Muskelzug, der sich anscheinend aus drei Bündeln zusammensetzt (Fig. 12 *mz*), beobachtet; desgleichen wird das oben erwähnte »Ganglion« von zwei Muskelzügen (Fig. 9 und 10 *mz*) durchsetzt, aber diese oder jene als Oculomotoren anzusprechen, dazu habe ich keine Veranlassung.

Bevor ich mit der Besprechung des anatomischen Baues der Polystomeenaugen abschließe, möchte ich noch einen abnormen Fall erwähnen, dem ich bei meinen Untersuchungen begegnet bin. Es handelt sich um die in Fig. 13 abgebildeten Verhältnisse. Das Bild stellt das hintere Auge eines Paares dar, dessen vorderer Komponent anscheinend fehlt; nirgends war ein dem hinteren, gut erhaltenen Augenbecher entsprechender vorderer zu finden. Dafür sitzt dem Stiele des Kolbens ein Pigmentkomplex auf, der mit dem Becher des Auges nicht in Verbindung steht. Außerdem liegt der eigentlichen Sehzelle eine weitere Zelle dicht an, die in bezug auf Plasma wie Kern der ersteren durchaus ähnlich erscheint, allerdings keine Stiftchenkappe aufweist.



Textfig. 13.

Frontalschnitt, die anomale Verschmelzung der beiden Augen einer Seite darstellend. (Vergrößerung etwa 1300 fach.)

Vermutlich liegt hier eine anormale Verschmelzung der beiden Augen einer Seite vor, die indes insofern unzweckmäßig ausgefallen ist, als die Lageverhältnisse von Becher und Sehzelle des Vorderauges ein Zusammenwirken beider ausschließen.

Wenn es an sich schon sehr befremden muß, daß ein Entoparasit, wie *Polystomum integerrimum*, Sehorgane überhaupt aufweist, so hätte man nicht erwarten sollen, daß diese in bezug auf ihre Ausrüstung keineswegs hinter denen der freilebenden Verwandten, der Planarien, zurückstehen. Wir haben am Auge des ausgewachsenen, also jedenfalls schon jahrelang entoparasitisch lebenden Tieres alle Bestandteile vorgefunden, die einem funktionsfähigen Plathelminthenauge im günstigsten Falle zukommen: Eine Sinneszelle mit Stäbchenschicht und nervösem Fortsatz, der die Verbindung mit dem Gehirn herstellt, und, was das Merkwürdigste ist, einen Pigmentbecher, der doch, nach der heutigen Auffassung, als Blendvorrichtung aufzufassen wäre.

Das einzige Argument, das auf eine Reduktion der Augen hinweist, ist die von Zeller (1872) gemachte Beobachtung, daß die Augen während des Wachstums der Tiere keine Spur von Größenzunahme zeigen, vielmehr sich für das ausgewachsene *Polystomum* durchaus unverändert so darstellen, wie man sie beim jungen Tierchen findet. Es ist kaum anzunehmen, daß die Augen der freilebenden Polystomeenlarven einen komplizierteren, d. h. vollkommeneren Bau aufweisen, es sei denn, daß ihnen der früher besprochene rote und blaue Farbstoff tatsächlich allein zukommt. (In letzterem Falle hätte ich also nicht jene Pigmente beim erwachsenen Tiere nicht gefunden, sondern ihr Fehlen festgestellt.)

Wenn wir uns nun wirklich die Erhaltung der Augen dadurch erklären, daß die freilebende Larve keine durchgreifende Metamorphose erfährt, oder die unwahrscheinliche Annahme machen, daß dem Tiere seine Augen geblieben wären, weil es zum Eierlegen mit dem Vorderende bis an das Tageslicht im Enddarm vordringt, so bleibt doch die Resistenz des Pigmentbechers rätselhaft, da neue, noch nicht abgeschlossene Versuche (Berninger) festgestellt haben, daß der Pigmentbecher freilebender Turbellarien schon in verhältnismäßig kurzer Zeit verloren geht, wenn man jenen Tieren das Tageslicht entzieht. Man könnte hier versucht sein, dem bernsteingelben, stark lichtbrechenden Pigment des Polystomeenauges eine andre physiologische Bedeutung beizumessen, wie dem schwarzbraunen, bezüglich schwarzen der Turbellarien.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. E. Korschelt, für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, herzlich zu danken.

Desgleichen haben mich Herr Dr. Tönniges und Herr Prof. J. Meisenheimer zu großem Dank verpflichtet.

Marburg (Hessen), im Oktober 1909.

Chronologisches Verzeichnis der zitierten und benutzten Literatur.

1827. K. E. v. Baer, Beiträge z. Kenntn. d. nied. Tiere. Nov. act. Acad. Caes. Leop.-Carol. Tom. XIII. P. II. Bonn.

1857. H. A. Pagenstecher, Trematodenlarven und Trematoden. Hemintholog. Beitrag. Heidelberg.

1870. L. Stieda, Über den Bau des Polystom. integerrim. Arch. für Anatom. u. Physiolog.

1871. R. v. Willemoes-Suhm, Vorläufiges über die Entw. v. Polyst. integerr. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen.

1872. E. Zeller, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrimum Rud. Diese Zeitschr. Bd. XXII.

1876. — Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomeen. Diese Zeitschr. Bd. XXVII.

1880. A. Lang, Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Plathelminthen. Mitt. a. d. Zool. Stat. z. Neapel. 1881.

1888. W. A. Haswell, On Temnocephala, an Aberrant Monogenetic Trematode. Quart. Journ. Micr. Science N. S. Vol. XXVIII.

1889. M. Weber, Über Temnocephala Semperi. Zool. Ergebn. einer Reise in Ostindien. Herausg. v. Prof. M. Weber, Leiden.

1893. M. Braun, Bronn, Kl. u. Ordn. Bd. IV.

1894. S. Goto, Studies on the Ectoparasitic Trematodes of Japan. Journ. College of Science. Imp. Univ. Japan. Vol. VIII.

1897. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Leipzig.

1901. Th. Beer, Über primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr. Nr. 11, 12 u. 13.

1903. R. Wacke, Beiträge zur Kenntnis einiger Temnocephalen. Zool. Jahrb. Suppl. 6. Bd. III.

1904. N. Maclaren, Beiträge zur Kenntnis einiger Trematoden. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXVIII.

1906. Al. Mrazek, Ein europäischer Vertreter der Gruppe Temnocephaloidea. Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Math. nat. Cl. Nr. 36.

Jul. Berninger, Noch nicht abgeschlossene Dissertation. Marburg.

Zur Erklärung der Textfiguren.

Sämtliche Abbildungen sind unter Benutzung des Zeichenprismas hergestellt. Die Figuren 1, 2, 3, 4 und 13 sind Federzeichnungen, die übrigen Bleistiftskizzen.

Für alle Figuren gültige Abkürzungen.

au, Augen;
g, Ganglion, welches im Verlauf der Augennerven liegt;
gz, Ganglienzellen;
hc, Hirncommissur;
hg, Hirnganglion;
hno, Nerv des hinteren Auges;
ks, Körnerschicht;
mz, Muskelzüge;
pb, Pigmentbecher;
pbz, Pigmentbecherzelle;
ph, Pharynx;
pzk, Pigmentzellkern;
sk, Stiftchenkappe;
sz, Sehzelle;
szk, Sehzellkern;
vno, Nerv des vorderen Auges;
wg, Wassergefäß.

Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden.

Von

Dr. med. **Johann Hammerschmidt**
(Linz).

Mit Tafel IV und V.

Einer Anregung meines verehrten Lehrers, Prof. Dr. LUDWIG BÖHMIG in Graz, folgend, benutzte ich die Gelegenheit, die mir ein reichlich vorhandenes Zuchtmaterial der Stabheuschrecke *Dixippus morosus* Br., die in letzterer Zeit an vielen Orten in Terrarien usw. gehalten wird, bot, um die so viel umstrittene Frage des Ursprunges des Mitteldarmepithels der Insekten bei dieser Form zu studieren.

Die äußerst genügsamen Tiere produzieren, bei einer mittleren Lebensdauer von etwa 10 Monaten, nach 4—5maliger Häutung, durchschnittlich 450 Eier und bieten somit die Möglichkeit, die Entwicklung in allen Stadien zu verfolgen. Eine Beschreibung des Körperbaues und der Lebensweise wurde von R. HEYMONS[1] an der nahe verwandten Form *Bacillus rossii* Fabr. geliefert, erübrigt sich also hier. Nebenbei will ich bemerken, daß die Individuen, die ich aus den Eiern gezogen habe, sämtlich Weibchen waren; jedes Tier wurde zum Zweck andrer biologischer Untersuchungen sofort nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei für die ganze Lebenszeit isoliert gehalten, sämtliche legten Eier, aus allen Eiern schlüpften nach einer Entwicklungszeit von etwa 5 Monaten Individuen aus, die durchweg wieder Weibchen waren. Ich besitze derzeit Exemplare, die sich in der fünften Generation parthenogenetisch fortpflanzen.

Die Eier zeigen dieselbe Form und Größe wie sie von HEYMONS für *Bacillus rossii* beschrieben wurde. Die äußere harte braune Schale besitzt an ihrem Vorderende einen lichtgefärbten runden Deckel, der in einen kurzen Stiel ausläuft und bei Berührung leicht abspringt, worauf sich dann in der Tiefe ein feines, zartes Häutchen zeigt, welches den Dotter umgibt und ihn nach dem Entfernen des Deckels am Ausfließen hindert. Dieser Deckel wird von dem im Ei entwickelten Tiere abgehoben, worauf es sich durch die entstandene Öffnung mit gebogenem Rücken durchdrängt, um dann mit großer Mühe Antennen und Beine nachzuziehen. An den letzteren klebt oft noch tagelang das erwähnte feine Häutchen. Die Entwicklung im Ei erfolgt meist sehr sprungshaft; Eier, die am selben Tag gelegt wurden, zeigen manchmal Entwicklungsstadien, die untereinander um Wochen regulärer Entwicklung differieren.

---

[1] Über die Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii* Fabr. Sitzungsberichte der Kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften. XVI. 1897.

Die Konservierung der Eier nahm ich derart vor, daß ich nach Abhebung des Deckels die feine Eihaut anritzte, um die Konservierungsflüssigkeit durch den Dotter bis zu der am Hinterende des Eies liegenden Embryonalanlage vordringen zulassen. Als Konservierungsflüssigkeit benutzte ich anfangs MÜLLER-Formol, später nach dem Vorgang von NUSBAUM und FULINSKI[1] ein Gemisch von konzentrierter Sublimatlösung und 3% Salpetersäure zu gleichen Teilen. Mit letzterer Lösung, die ich warm verwendete, erzielte ich recht gute Erfolge. Die harte braune Schale ließ sich dann in steigendem Alkohol, wenn der Dotter fest geworden war, leicht mit der Nadel ablösen. Die Eier wurden anfangs nach kombinierter Celloidin-Paraffinbehandlung geschnitten, doch erreichte ich später, nach Konservierung mit Sublimat-Salpetersäure, auch bei einfacher Paraffinbehandlung gute Schnittfähigkeit. Notwendig war es jedoch in jedem Falle, vor der Einbettung den überschüssigen Anteil des Dotters mit einem scharfen Messer abzukappen, um ein leichtes Eindringen des Paraffins in die Dottermasse zu ermöglichen. Gefärbt wurden die Schnitte durchweg mit sehr verdünnter wässeriger Lösung von Alaunkarmin, da sich bei versuchter Färbung mit Eisenhämatoxylin, Hämatoxylin-Eosin und VAN GIESONscher Lösung das embryonale Gewebe sehr ungleichmäßig tingierte.

Die allerersten Stadien der Entwicklung habe ich nicht verfolgen können. Ein Keimhautblastem, wie es HEYMONS bei den Orthopteren für *Forficula* beschrieben hat, existiert bei *Dixippus* nicht. Meine Untersuchungen beginnen zur Zeit, wo die Furchungszellen bereits an die Dotteroberfläche gewandert sind und diese ringsum in einschichtiger Lage umgeben; nur an dem hinteren Pole kommt es teils durch vermehrtes Zuwandern von Furchungszellen, teils durch lebhafte Teilungen der bereits an die Oberfläche gewanderten zu inselförmigen

---

[1] Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia germanica* L. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXX, Nr. 11/12. 1906.

Zellansammlungen, die bald konfluieren und so den längsovalen, mit freiem Auge bereits als stecknadelkopfgroßes weißliches Gebilde sichtbaren Keimstreifen bilden.

Wenn man Schnitte, die von derartigen, etwa 25 Tage alten, Eiern stammen, untersucht, so sieht man an dem Hinterende, nämlich an dem dem Deckel abgewendeten Pole, die Embryonalanlage als kompakte Zellmasse liegen, die, sich nach beiden Seiten rasch verschmälernd, in die einschichtige Lage des Blastoderms übergeht. Der Dotter selbst, der allenthalben von zahlreichen Fettkugeln durchsetzt wird, ist zu dieser Zeit vollkommen frei von Zellen, mit Ausnahme der an den Keimstreifen unmittelbar angrenzenden Partie. Alle Abkömmlinge der ersten Furchungskerne sind somit in diesem Stadium an die Peripherie gewandert, ein Verhalten, wie es HEYMONS[1] für *Periplaneta*, *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* und GIARDINA[2] für *Mantis* beschrieben haben und das nach HEYMONS gegenüber der primitiveren Entwicklungsform mit Zurückbleiben einer Anzahl von Zellen im Dotter einen sekundär modifizierten Typus darstellt. Die Zellen der Embryonalanlage, die zahlreiche Teilungsfiguren zeigen, sind annähernd von gleicher Größe, doch sieht man an der Innenfläche des Keimstreifens, also an der dem Dotter zugewendeten Fläche, sich Zellen ablösen, die schon während der Ablösung, noch mehr aber danach, an Größe die Zellen der Keimanlage bedeutend überragen (Fig. 1 *dz*). Diese Zellen weisen auch sonst Unterschiede gegenüber den Zellen des Embryonalstreifens auf, vornehmlich durch ihren großen Kern, der das Protoplasma der Zelle bis auf einen schmalen Randstreifen verdrängt, ferner dadurch, daß das Chromatin im ganzen Kern ziemlich gleichmäßig verteilt ist, nicht wie in den übrigen Embryonalzellen mehr oder weniger kompakt beisammen liegt, endlich noch dadurch, daß das Protoplasma dieser Zellen protoplasmatische Fäden nach verschiedenen Richtungen entsendet, die häufig eine Verbindung der Zellen untereinander herstellen (Fig. 11). Die Einwanderung dieser großen Zellen geht nur im Bereich des Keimstreifens vor sich, ist also rein polar, im Gegensatz zu ähnlichen Verhältnissen bei *Scolopendra*[3], wo die Einwanderung circumpolar, im ganzen Umfang des Eies, erfolgt.

---

[1] Die Embryonalentwicklung von Dermapteren u. Orthopteren unter besond. Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Monographie. 1895. Verlag G. Fischer.

[2] Primi stadi embrionali della *Mantis religiosa*, Monitor. zoolog. Italian. anno VIII. 1897.

[3] R. HEYMONS. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII, Heft 33. 1901.

Der Dotter zeigt auf diesem Stadium ein eigentümliches Verhalten. Die dem Keimstreifen benachbarte Partie besteht aus zahlreichen kleineren und größeren Dotterschollen, die untereinander keinen Zusammenhang zeigen (Fig. 1). Diese Partie nimmt etwa ein Viertel des Eidurchmessers ein, während der übrige Dotter eine kompakte Masse darstellt, die sich gegen den zerklüfteten Teil mit einer scharfen, jedoch wie zernagt aussehenden Linie abgrenzt (Fig. 3 *D*). Da in diesem Stadium erst wenige Zellen in der zerklüfteten Partie zu finden sind, die, wie Fig. 1 bei den beiden im Dotter liegenden Zellen (dz_1) zeigt, von kleinsten runden Dotterkügelchen umgeben werden, und die Dotterschollen auch meist runde Konturen aufweisen, ist wohl an eine mechanische Zertrümmerung des Dotters nicht zu denken, sondern man muß diese Dotterzerklüftung offenbar als Wirkung eines Fermentes ansehen, das wahrscheinlich von den erwähnten großen, aus dem Keimstreifen sich abspaltenden Zellen abgesondert wird. Einen ähnlichen Befund beschreibt HEYMONS bei *Scolopendra*[1] und meint, daß durch diese Lockerung des Dotters die an der Keimstelle stattfindende Immigration der Zellen erleichert werde.

Die in der oben geschilderten Weise zuerst vom Keimstreifen einwandernden großen Zellen, die ich nach dem Beispiel der andern Autoren als »Dotterzellen« bezeichnen will, da sie eben in den Dotter eindringen und ihn scheinbar zur Verdauung vorbereiten, haben verschiedene Bestimmungen und Aufgaben, ohne jedoch äußerlich unter sich Unterschiede erkennen zu lassen. Zunächst wandern nämlich die zuerst abgespaltenen Dotterzellen durch die zerklüftete Partie des Dotters durch (Fig. 1 dz_1), um sich in Buchten und Nischen der noch kompakt gebliebenen Dottersubstanz festzusetzen und dort offenbar an der Verdauung des Dotters weiter zu arbeiten. Die nach ihnen aus der Keimanlage auswandernden Dotterzellen dringen nicht mehr in den Dotter ein, sondern bilden an dessen Außenfläche eine zusammenhängende Lage von großen Zellen, die der Oberfläche des Dotters eng anliegt (Fig. 3 dz_2) und ihn von der Keimanlage scheidet. Fig. 3 stellt einen Längsschnitt durch die Keimanlage entsprechend diesem Stadium dar; man sieht die am weitesten nach innen gelangten Dotterzellen (dz_1) dem kompakten Dotter innig anliegen, darauf folgt nach außen die Partie des zerklüfteten Dotters; dann die von den Dotterzellen gebildete Membran (dz_2) und schließlich nach außen der Keimstreifen (*ekt*). Wir haben also gleichsam zwei Schichten von Dotterzellen vor uns, welche den zerklüfteten Dotter zwischen sich fassen.

---

[1] HEYMONS, loc cit.

Die Ausdehnung der Dotterzellenmembran fällt jedoch genau mit der des Keimstreifens zusammen, ist also nur auf den Bereich der Körperanlage beschränkt, nicht so wie bei *Scolopendra*, wo sie den ganzen Dotter umgibt.

Die geschilderte Immigration der Dotterzellen vom Keimstreif her geht kontinuierlich vor sich, so daß zuerst größtenteils die in den Dotter eindringenden Zellen, später die Zellen, die sich zu der Membran aneinander schließen, auswandern; eine scharfe zeitliche Grenze zwischen beiden Vorgängen ist ebensowenig zu ziehen, als sich die beiden Zellarten äußerlich voneinander unterscheiden; jedenfalls ist auch ihre Funktion und ihr späteres Schicksal identisch.

Auf die zu dieser Zeit am Hinterende der Embryonalanlage, in der »Geschlechtsgrube« nach HEYMONS, vor sich gehende Einwanderung der späteren Geschlechtszellen (Fig. 3. *gz*), ferner auf die Bildung des Amnion und die äußere Segmentierung des Keimstreifens will ich hier nicht näher eingehen, da sie kaum besondere Verschiedenheiten gegenüber den Verhältnissen bei andern Orthopteren bieten, anderseits keine Beziehungen zu dem Gegenstand dieser Untersuchungen haben.

Nach Abspaltung der Dotterzellen in den beiden Lagen wandern noch weitere, jedoch schon äußerlich stark differierende Zellen aus dem Keimstreifen aus, welche die Mesodermanlage darstellen und zwischen die Dotterzellenlamelle und den Keimstreifen zu liegen kommen. Fig. 3 zeigt bei *ms* diesen Beginn der Mesodermanlage, die sich anfangs schon durch den lockeren Zusammenhang ihrer Zellen untereinander von benachbarten Zellpartien unterscheidet. Wenn auch die Bildung des Mesoderms fast in der ganzen Breite des Keimstreifens vor sich geht, ohne daß sich dabei irgendwelche Rinnenbildung zeigt (Fig. 2 *ms*), so wird doch die Hauptmasse von den Seitenteilen der Embryonalanlage in zwei parallelen Streifen gebildet. Die Zellen dieser beiden bald segmentweise verdickten Mesodermstreifen vermehren sich lebhaft und ziehen sich allmählich vollkommen von der Mitte des Keimstreifens zurück, so daß die Mitte der Embryonalanlage gegen innen zu vollkommen unbedeckt ist, während sich in den seitlichen Partien die beiden Mesodermmassen finden, die später in bekannter Weise durch epitheliale Anordnung ihrer Zellen, Auftreten von Hohlräumen im Innern und segmentale Abschnürung die Reihe hintereinander liegender Cölomsäckchen bilden (Fig. 4 *cöls*). Was schließlich nach Immigration der Mesodermzellen vom Keimstreifen zurückbleibt, stellt das Ectoderm (Fig. 2 *ekt*) dar, so daß wir auf diesem Stadium alle drei Keimblätter vor uns sehen, Ectoderm und Mesoderm in der typischen Form, während das Entoderm, schon in Analogie zu den Verhältnissen bei gewissen niederen Insektenformen (*Campodea, Lepisma*), wo die Dotterzellen das dauernde Entoderm liefern, durch die Dotterzellenlamelle repräsentiert wird, welche die Keimanlage gegen den Dotter zu abschließt. Dabei ist die Scheidung zwischen Entoderm und Mesoderm so deutlich durchgeführt, daß an der Zugehörigkeit der betreffenden Zellen kein Zweifel sein kann.

Der größte Teil der in das Innere des Dotters eingedrungenen Dotterzellen beginnt allmählich zu degenerieren, die Kerne färben sich verwaschen, die Zellen nehmen absonderliche Formen an und verschwinden bald ganz, nachdem die Dotterzerklüftung ersichtlich unter ihrer Einwirkung sich noch ein Stück weit gegen das Centrum des Eies fortgesetzt hat, und ihre Funktion jetzt offenbar von den zu einer Lamelle zusammengeschlossenen, etwas später eingewanderten Dotterzellen (Entodermzellen) übernommen wird. Eine Anzahl von ihnen persistiert aber und wandert weiter in den kompakten Dotter hinein, rings um sich förmliche Höhlen ausfressend, in welchen man sie dann häufig in kleinen Gruppen beisammen liegen sehen kann (Fig. 9 dz_1).

Die Anlagen des Stomodäums und Proctodäums erscheinen zu dieser Zeit als sackförmige Ectodermeinstülpungen, erstere geht der Bildung der letzteren etwas voraus; über beide Einstülpungen zieht die Dotterzellenlamelle glatt hinweg, ohne mit ihnen in Verbindung zu treten (Fig. 9). Die beiden Ectodermeinstülpungen sind von einem Mantel von Mesodermzellen umgeben, welche später die zugehörige Muskulatur zu bilden haben; dieser Mantel umhüllt anfangs die betreffende Einstülpung gänzlich, doch weicht bei der allmählichen Vertiefung der Einstülpung das Mesoderm an deren Kuppe nach den Seiten zurück, so daß dann die beiden Einstülpungen ganz frei nach innen gegen den Dotter zu vorragen.

An Querschnitten etwa durch die Körpermitte von Embryonen aus diesem Entwicklungsstadium (4. bis 5. Woche) kann man erkennen, daß die bisher von Zellen freie mittlere Partie des Keimstreifens jetzt stellenweise Häufchen von Zellen zeigt, die durch ihr Aussehen (Größe, Färbung, Kernform) den in den seitlichen Partien die Cölomsäckchen aufbauenden Zellen, also den Mesodermzellen, äußerst ähnlich sehen. An entsprechenden Präparaten sieht man denn auch, daß diese kleinen Zellhäufchen aus den seitlichen Mesodermanlagen stammen. Fig. 5, die nach mehreren in der Serie aufeinander folgenden Schnitten angefertigt ist, zeigt wie die innere Wand des linken Cölomsäckchens gegen die Mitte des Körpers zu einen zungenförmigen Fortsatz (*bh*) schickt, der unmittelbar der bereits gebildeten Bauchganglienkette aufliegt. Eine ähnliche sekundäre Zuwanderung von Mesodermzellen gegen die Mittellinie des Embryo konnte HEYMONS[1] auch bei *Forficula* beobachten, da dort die beiden seitlichen Mesodermanteile ursprünglich durch eine mediane Zellbrücke verbunden sind, deren Zellen aber bei der seitlichen Ausbreitung des Keimstreifens auseinander weichen, später sich jedoch lebhaft teilen und, gegen die Medianlinie vorrückend, die frühere Verbindung zwischen den Cölomsäckchen wiederherstellen, um im weiteren Verlaufe zur Bildung der »Blutzellen« zu dienen. Diese zungenförmigen Fortsätze bei unsrer Form schnüren sich bald von dem betreffenden Cölomsäckchen ab und präsentieren sich dann auf einem Längsschnitt, der genau in der Mittellinie des Embryo geführt ist, als eine Reihe in gleichen Abständen hintereinander liegender Zellhäufchen (Fig. 8 *bh*), die natürlich in ihrer Zahl der Anzahl der Cölomsäckchenpaare entsprechen. Der geschilderte Fortsatz der medialen Wand der Cölomsäckchen ist nun aber nicht gerade in frontaler Richtung gegen die Mitte gerichtet, sondern zieht gleichzeitig schräg nach vorn, so daß dann jedes abgeschnürte Zellhäufchen in der Mittellinie des Körpers immer in den Zwischenraum zwischen je zwei in der Längsrichtung aufeinander folgender Cölomsäckchenpaare zu liegen kommt.

Gleichzeitig kann man nun erkennen, wie von diesen kleinen Zellanhäufungen sich Zellen loslösen, gegen die Lamelle des primären Entoderms hinwandern, sich an diese Lamelle anlegen und in weiterer Entwicklung in sie eintreten (Fig. 5 *blz*), auch Fig. 6 zeigt bereits einige in die Lamelle eingetretene derartige Zellen mesodermalen Ursprunges. Auf diese Art und Weise werden die Dotterzellen (dz_2), i. e. primären Entodermzellen, die mit Hilfe ihrer protoplasmatischen Ausläufer bisher das Gerüst der Lamelle gebildet hatten, durch die neuen Zellen ersetzt. Ich habe den geschilderten Vorgang an zahlreichen Präparaten in nicht mißzuverstehender Deutlichkeit verfolgen können; an vielen Stellen (Fig. 8) erkennt man schon aus der Form dieser kleinen mesodermalen Zellen Richtung und Ziel ihrer Wanderung, an besonders günstigen Stellen auch noch feine protoplasmatische Fäden als Reste des Zusammenhanges der zuwandernden Zellen mit den kleinen Zellhäufchen. Fig. 7 läßt stellenweise den Zusammenhang deutlich erkennen; da der Schnitt durch die seitliche Partie des Keimstreifens geführt ist, sind von den Zellhäufchen nur die Ausläufer, dagegen voll die Cölomsäckchen getroffen.

---

[1] Entwicklung der Orthopteren loc. cit.

Auf einem gewissen Entwicklungsstadium kann man auch eine eigentümliche, damit zusammenhängende Erscheinung feststellen; die sonst glatt über die Embryonalanlage wegziehende Lamelle des primären Entoderms erscheint an den Stellen, wo die mesodermalen Zellhäufchen liegen, an diese wie angeklebt, hat aber an den dazwischen liegenden Partien ihren ursprünglichen Verlauf beibehalten, so daß sie sich in einer Zickzacklinie präsentiert, deren Spitzen auf der einen Seite fest an den Zellhäufchen haften (Fig. 10). Wenn es sich auch dabei offensichtlich um ein Kunstprodukt handelt, indem bei der Behandlung, eventuell beim Schneiden, die Lamelle vom Keimstreifen losgelöst wurde, so beweist doch gerade das innige Haften der Lamelle an den Zellhäufchen, daß zwischen beiden eine bestimmte Relation besteht.

Ich habe zunächst die Verhältnisse an einem Schnitt aus der Körpermitte geschildert, da ja die Vorgänge am Stomodäum und Proctodäum den hauptsächlich umstrittenen Punkt in der Mitteldarmentwicklung darstellen. Aber auch am Stomodäum sind die Befunde bei der von mir untersuchten Form vollkommen eindeutig, auch hier erfolgt die Substitution der primären Entodermzellen durch Zellen mesodermaler Abkunft. Dieser Ersatz ist zeitlich derart geregelt, daß gleichzeitig sowohl am Stomodäum als auch an mehreren Stellen im Verlaufe des Körpers die An- bzw. Einwanderung der Ersatzzellen vor sich geht und die so gebildeten Zellinseln später untereinander verschmelzen, manchmal beginnen jedoch die Veränderungen am Stomodäum etwas früher. Während im übrigen Körper die Ersatzzellen von den in der Mittellinie liegenden Zellhaufen abstammen, welche Zellhaufen von Nusbaum[1] seinerzeit bei *Meloe* und *Periplaneta* als kontinuierlicher Strang, als »Chorda«, beschrieben, später auch von Heymons[2] bei *Phyllodromia* gefunden und als »Blutzellenstrang«, die davon abgehenden Zellen als »Blutzellen« bezeichnet wurden, nehmen die Zellen, die im Bereich des Stomodäums das primäre Entoderm ersetzen, ihren Ursprung von zwei andern mesodermalen Zellanhäufungen, den von Wheeler[3] mit dem Namen »Subösophagealkörpern« belegten Gruppen eigentümlich aussehender Zellen. Nach Heymons[2] sind diese Gebilde auch bei *Phyllodromia*, *Gryllus*, *Gryllotalpa* und *Periplaneta* vorhanden, und er konnte ihren Ursprung mit

---

[1] Vorläufige Mitteilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anzeiger. Jahrgang 6. Nr. 140. 1883.

[2] Entwicklung der Orthopteren loc. cit.

[3] Concerning the »Blood-tissue« of the Insecta. Psyche, Journal of Entomology. Febr.—Apr. 1892.

Sicherheit von den rudimentären Cölomsäckchen des Vorkiefersegmentes ableiten. Zweifellos stellen auch nach meinen Untersuchungen diese Subösophagealkörper (*sök* in Fig. 12), die offenbar durch ihr höchst auffallendes Aussehen Ursache zu verschiedenen Deutungen hinsichtlich ihres phylogenetischen Ursprunges gegeben haben, Teile der vordersten Partien der beiden lateralen Mesodermzüge dar. Sie finden sich auf Längsschnitten unmittelbar hinter dem später zum Oesophagus werdenden Anteil des Stomodäums und präsentieren sich als zwei Gruppen sehr großer blasiger Zellen mit scharf konturiertem Protoplasma, je einem ziemlich großen, kompakten, sich gleichmäßig färbenden Kern, der in dem blasigen Zellkörper in einem feinen Gerüstwerk suspendiert erscheint. Nach NUSBAUM und FULINSKI[1] wären die beiden Subösophagealkörper die vorderen Ausläufer der sich nach vorn hin gabelnden Chorda (vgl. Fig. 6—9 ihrer Arbeit), mit der sie zusammen den größten Teil des von ihnen angenommenen Entoderms repräsentieren. Abgesehen von dieser Deutung der erwähnten Gebilde, wären ihre Befunde insofern in Übereinstimmung mit den meinen, als ja auch bei *Dixippus* Chordastrang und Subösophagealkörper einen gemeinsamen Ursprung aufweisen.

Von diesen beiden Zellenhäufungen trennen sich nun einzelne Zellen ab; sie gleichen dann vollkommen den aus der Chorda aufsteigenden Blutzellen und wandern an der Hinter- und Seitenwand des davor liegenden Stomodäums nach aufwärts, um sich über der Kuppe des letzteren der darüber wegziehenden Lamelle des primären Entoderms anzulegen und in dieses einzutreten, wobei sie ihre Längsachse auf die Zugrichtung der Lamelle einstellen. Den Beginn dieses Vorganges zeigt Fig. 8, ein weiter vorgeschrittenes Stadium Fig. 12. Letztere Figur stellt einen Querschnitt durch die Embryonalanlage in der Gegend des Stomodäums dar, welcher etwa der durch den Pfeil in Fig. 14 angedeuteten Richtung entspricht; man sieht den hier fast kreisrunden Querschnitt durch die Stomodäaleinstülpung nahe ihrem hinteren Ende, nach unten ist das Stomodäum in die schalenförmige Mulde des hinter und unter ihm gelegenen Mesoderms eingelagert, während das Ganze von der einschichtigen Lage von Zellen überzogen ist (*Lbz*), die sich nach beiden Seiten des Körpers hin ausbreitet und deutlich den Zusammenhang mit beiden Subösophagealkörpern zeigt. Auch hier in der Nähe des Stomodäums lassen oft der schwanzartige Anhang der zuwandernden Zellen, sowie feine protoplasmatische Fäden auf Richtung und Ziel der Wanderung schließen (Fig. 16). Über dem Stomodäum schließen sich zuerst diese Zellen lückenlos zu einer sekundären, den

---

[1] Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia* loc. cit.

Dotter begrenzenden Membran zusammen, hier erfolgt auch sehr bald der Schwund der primären Entodermzellen, die in dem Verhältnis der Einwanderung sekundärer Elemente das Schicksal ihrer an der Dotterresorption beteiligten Vorgänger, der Trophocyten, teilen; sie verfallen ebenso wie diese der Degeneration. In Fig. 13 sind zwei solche degenerierende Dotter-(Entoderm-)zellen zu erkennen und zwischen ihnen eine in die Lamelle eingetretene »Blutzelle«. In Fig. 14 sieht man die sekundäre Lamelle über dem Stomodäum fast vollendet, doch hat sie sich hier künstlich aufgefasert und imponiert so als eine doppelte Membran; bei Verfolgung nach hinten läßt sich aber feststellen, daß diese Teilung lediglich ein Kunstprodukt ist; dem einen Teil der Membran liegt eine degenerierende Dotterzelle an.

Allmählich erfolgt dann der Anschluß dieser über dem Stomodäum gebildeten sekundären Lamelle mit den bereits an andern Stellen des Körpers entstandenen Anteilen der Zellamelle, einerseits durch konstante Zuwanderung neuer Zellen von den genannten Quellen her, anderseits durch Teilung der bereits vorhandenen Zellen. Die Subösophagealkörper haben inzwischen insofern eine Veränderung erfahren, als die Zahl der in ihnen enthaltenen Zellen bedeutend reduziert erscheint, ferner haben die vorhandenen Zellen noch mehr als früher einen blasigen Charakter angenommen, zeigen also noch auffallendere Unterschiede gegenüber den übrigen Körperzellen.

Wir haben dann schließlich im ganzen Bereiche des Körpers eine den Keimstreifen vom Dotter scheidende Lamelle von kleinen Zellen vor uns, die ursprünglich noch kurze Zeit ihre mehr oder weniger kreisrunde Form beibehalten, sich jedoch bald epithelial mit der Längsachse in der Richtung der Lamelle anordnen. Diese Lamelle zieht glatt über die Kuppe des Stomodäums weg (Fig. 14), ohne mit dieser ectodermalen Bildung irgend eine Verbindung einzugehen; sie legt sich allerdings innig an die Stomodäalkuppe, deren proximale Wand inzwischen zu einer sehr dünnen Lage geworden ist und in ihrem mittleren Anteil keine Zellkerne mehr aufweist (Fig. 17), an, so daß man vielleicht bei ungenügender Konservierung an einen engeren Zusammenhang zwischen beiden denken kann; an günstig konservierten Präparaten läßt sich jedoch auch noch viel später die scharfe Grenze zwischen ectodermalen Zellen und der Lamelle deutlich erkennen. Einen derartigen Längsschnitt, etwa der 9. Entwicklungswoche entsprechend, zeigt Fig. 17; die Gegend des Stomodäums ist etwas schief getroffen, so daß die Öffnung des Stomodäums nach außen nicht sichtbar ist; die äußerst flachen Zellen der der Stomodäalkuppe aufliegenden Lamelle, die in ihrem mittleren Anteil durchgerissen ist, bilden ein einschichtiges Epithel, der Subösophagealkörper (*sök*) ist bereits stark reduziert. Auf einem entsprechenden Querschnitt sieht man (Fig. 16) die sekundäre Lamelle teilweise wie einen Baldachin über Stomodäum und dessen Umgebung ausgebreitet; die Einwanderung von Zellen aus den Subösophagealkörpern in die Lamelle ist hier noch lebhaft.

Die dorsale knopfartige Anschwellung des Stomodäalepithels (*sns*) entspricht auf Längsschnitten (Fig. 17 *sns*) einer zipfelförmigen Ausstülpung der vorderen Stomodäalwand. Diese Ausstülpung zieht sich stark in die Länge, und zwar längs der vorderen Wand des Stomodäums gegen den Mund zu und senkt sich dabei tief in das hier vorhandene Mesodermgewebe ein, um später in die Bildung des Schlundnervensystems einzugehen in analoger Weise, wie es HEYMONS bei der Entwicklung der Orthopteren ausführlich für *Forficula* beschrieben hat.

Während der Bildung dieses »sekundären Entoderms«, wie man nach den bisherigen Darlegungen die den Dotter umgebende Zellschicht wohl mit Recht bezeichnen darf, kann man an Querschnitten erkennen, daß sich die Zellen in den lateralen Partien des Körpers eher zu einer geschlossenen Lage vereinigen als in der Mittellinie, und könnte dadurch veranlaßt werden, hier an den Seiten den Ursprung dieser Zellen zu vermuten, etwa in den Resten der Cölomsäckchen; doch ist bei Betrachtung aufeinander folgender Entwicklungsstadien festzustellen, daß die Einwanderung der sekundären Entodermzellen immer in der Medianlinie des Körpers von den erwähnten Zellhäufchen (Chordastrang) erfolgt, daß die Zellen auch meist in der Mittellinie die darüber lagernde Membran des primären Entoderms erreichen, aber dann dieser entlang nach beiden Seiten wandern, um erst in den seitlichen Partien definitiv als neue Elemente in die Lamelle einzutreten (Fig. 6). Mit Rücksicht darauf und auf die früher erwähnte Bildung der sekundären Entodermlamelle in einzelnen Inseln ist es zurückzuführen, daß auf Querschnitten hier und da die Lamelle in den seitlichen Partien aus zahlreichen sekundären Entodermzellen fertig gebildet erscheint, während in der Mitte die bereits von primären Entodermzellen freie Lamelle, aber noch ohne sekundäre Zellelemente, den Abschluß gegen den Dotter herstellt. Ich erwähne dies deshalb, da ich bei der Mitteldarmentwicklung von *Dixippus* ähnliche Verhältnisse fand, wie sie HEYMONS in seiner Arbeit über Orthopterenentwicklung für *Forficula* (vgl. Fig. 32, Taf. IV seiner Arbeit) abbildete.

Ich habe bisher immer nur die Verhältnisse am Stomodäum besprochen, einerseits weil es bei den in der Umgebung des Proctodäum lagernden großen Zellmassen viel schwieriger ist, hier die Entwicklung

Schritt für Schritt zu verfolgen, anderseits weil ja die Verhältnisse von vornherein identisch mit denen am Stomodäum angenommen werden können. An besonders günstigen Präparaten kann man jedoch auch am Proctodäum feststellen, daß ursprünglich die Lage primärer Entodermzellen über die Ectodermeinstülpung hinwegzieht, daß diese Zellen allmählich zugrunde gehen und durch einwanderende Zellen mesodermalen Ursprunges, nämlich »Blutzellen« aus den rückwärtigen medianen Zellhäufchen (hinteres Ende der Chorda), ersetzt werden. Die Verhältnisse sind hier insofern etwas andre, als infolge der starken Ventralkrümmung des hinteren Embryonalendes die Kuppe der Proctodäaleinstülpung in das Niveau des Keimstreifens zu liegen kommt, zu ihrer Bedeckung also bedeutend weniger Zellmaterial erforderlich ist als über dem weit ins Innere vorragenden Stomodäum. Auch an weit vorgeschrittenen Stadien zieht, wie Fig. 15 zeigt, die Lamelle des sekundären Entoderms glatt über die Einstülpung des Proctodäums hinweg, ohne mit ihm in Verbindung zu treten.

Endlich wäre noch die Bildung des splanchnischen Mesodermblattes zu erwähnen. Zur Zeit, wo die Schicht des sekundären Entoderms ausgebildet ist und den Dotter gegen den Embryo zu bekleidet, schiebt sich (Fig. 18 *spm*) von beiden Seiten her eine Lage von Zellen längs der Entodermlamelle, und zwar an der dem Embryo zugewandten Fläche, diese als Führungslinie benutzend, gegen die Mitte des Körpers vor, um hier mit den von der andern Seite kommenden Zellen zu verschmelzen. Diese Zellen des splanchnischen Mesoderms stammen, wie man sich deutlich bei Verfolgung der einzelnen Stadien überzeugen kann, von den Resten der visceralen, dem Dotter anliegenden Ursegmentwänden. Ein eventueller Einwand, daß die Zellmembran des sekundären Entoderms einfach das frühzeitig auftretende splanchnische Mesodermblatt darstellt, wird durch Bilder wie in Fig. 18, wo man deutlich das sich gegen die Mitte vorschiebende und viel später als das sekundäre Entoderm auftretende splanchnische Mesodermblatt unter der Zellamelle erkennen kann, zur Genüge widerlegt.

Epithel und umhüllendes Mesoderm des Mitteldarmes sind somit gebildet; daß sich aus ersterem allmählich das secernierende und verdauende Darmepithel, aus letzterem die zugehörige Muskulatur entwickelt, daß sich die Mitteldarmwand entsprechend der fortschreitenden Umwachsung des Dotters seitens des Embryo seitlich nach oben vorschiebt, um sich dorsal mit der der andern Seite zu vereinigen, daß endlich die bisher bestandene Trennungswand zwischen ectodermalem und entodermalem Darmlumen nach Resorption der beiden sie zusammensetzenden dünnen Schichten durchbricht, wodurch die Kommunikation zwischen Stomodäum und Proctodäum einerseits und Mitteldarmlumen anderseits hergestellt ist, bedarf keiner weiteren Beschreibung. Damit wäre nun die Bildung des definitiven Darmrohres, welches in der letzten Zeit des Embryonallebens und auch in den ersten Tagen des Larvenlebens seine Aufgabe in der Verdauung des inzwischen vollkommen zerfallenen Dottermateriales erfüllt, vollendet.

Wenn ich das Ergebnis der bisher geschilderten Befunde zusammenfasse, so erfolgt die Bildung des Mitteldarmepithels bei *Dixippus morosus* Br. zunächst durch Dotterzellen, die als primäres Entoderm anzusprechen sind und, epithelial angeordnet, die äußere Begrenzung des Dotters gegenüber der Keimanlage darstellen; mit fortschreitender Entwicklung geht aber dieses primäre Entoderm ebenso wie die andern tiefer in den Dotter eingedrungenen Dotterzellen zugrunde und wird ersetzt durch ein sekundäres »Entoderm«, das mesodermaler Abkunft ist, und zwar vorn aus vorderen Partien der seitlichen Mesodermanlagen, nämlich den vom übrigen Mesoderm abweichend gestalteten Subösophagealkörpern, im Verlaufe des Körpers dagegen aus mesodermalen Zellanhäufungen in der Medianlinie (»Chorda« nach NUSBAUM, »Blutzellenstrang« nach HEYMONS) entsteht; dieser Blutzellenstrang wird jedoch erst später im Embryonalleben durch Vorschieben eines Teiles der Ursegmentwandungen gegen die Mittellinie des Embryo gebildet. Die ectodermalen Einstülpungen des Stomodäum und des Proctodäum, die sich erst sehr spät mit dem auf die geschilderte Art entstandenen Mitteldarmepithel vereinigen, haben mit dessen Bildung nichts zu tun.

Dieses Ergebnis steht nun allerdings mit den Befunden HEYMONS' bei Orthopteren und Dermapteren, bei denen auch der Mitteldarm aus der vorderen und hinteren Ectodermeinstülpung entsteht, in auffallendem Widerspruch; noch dazu fand HEYMONS bei einer der von mir untersuchten nahe verwandten Form, bei *Bacillus rossii* Fabr.[1], die gleiche Mitteldarmabstammung aus dem Ectoderm, da nach ihm auch diese Phasmatide während ihrer Embryonalentwicklung sich als typisches Orthopter zu erkennen gibt.

Bei der kritischen Sichtung der über den Gegenstand bis zum Jahre 1895, in welchem Jahre HEYMONS' Arbeit über Entwicklung der

---

[1] Über die Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii* loc. cit.

Dermapteren und Orthopteren erschienen ist, vorliegenden Literatur kommt dieser Autor zu dem Schlusse, daß keine der bis dahin verbreiteten Anschauungen über den Ursprung des Mitteldarmepithels bei Insekten haltbar sei, nämlich weder die Entstehung aus Dotterzellen noch die aus einem sogenannten Entomesoderm, sondern daß das Mitteldarmepithel bei den von ihm untersuchten Formen unzweifelhaft aus den ectodermalen Einstülpungen des Proctodäums und Stomodäums hervorgehe. Er geht noch weiter, da er eben auf Grund der vor seiner Arbeit erhobenen Befunde die Ansicht vertritt, daß der Mitteldarm aller pterygoten Insekten aus diesen beiden ectodermalen Einstülpungen entstehe, somit in allen Fällen ectodermalen Ursprunges sei. Bezüglich der ersten Auffassung (Entstehung des Mitteldarmepithels aus Dotterzellen) meint HEYMONS, daß mit Rücksicht auf die von verschiedenen Seiten festgestellte Degeneration der Dotterzellen sowie auf den einzig bei ihnen vorkommenden Teilungsmodus auf amitotischem Wege eine derartige Bildung bei den von ihm untersuchten Formen ausgeschlossen sei. Höchstens sei nach den Befunden von WILL[1] vielleicht noch bei den Aphiden daran zu denken, daß die dem Stomodäum und Proctodäum anliegenden Dotterzellen die Epithelschicht des Mitteldarmes bilden.

Diese Behauptungen HEYMONS' haben seither schon eine gewisse Einschränkung erfahren müssen. Abgesehen davon, daß er selbst bei *Scolopendra*[2] und ferner *Lepisma*[3] die Bildung des definitiven Mitteldarmepithels aus Dotterzellen konstatieren konnte, hat TSCHOUPROFF[4] die gleichen Entwicklungsverhältnisse bei Odonaten festgestellt, und endlich sind NUSBAUM und FULINSKI[5] bei neuerlicher Untersuchung der Entwicklung von *Phyllodromia germanica* L. zu einem vom HEYMONSschen Schema gänzlich abweichenden Resultat gekommen. Ich will von der reichen Literatur, die vor der Arbeit HEYMONS' über Orthopterenentwicklung erschienen und in dieser ausführlich und übersichtlich besprochen ist, gänzlich absehen und von den seither erschienenen Arbeiten nur die eben genannten berücksichtigen, da sie zu meinem Thema in gewisser Beziehung zu stehen scheinen.

HEYMONS hat bekanntlich bei *Scolopendra* festgestellt, daß das Mitteldarmepithel aus Dotterzellen hervorgeht, die, sich aus dem

---

[1] Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb., Abteilung f. Anatomie und Ontogenie. Bd. III. Heft 2. 1888.

[2] Entwicklungsgeschichte der Scolopender, loc. cit.

[3] Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über *Lepisma saccharina*. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.

[4] Über die Keimblätter bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.

[5] Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia*, loc cit.

Blastoderm abspaltend, zu einer Membran vereinigen, nachdem vorher eine Reihe ganz ähnlicher Dotterzellen in den Dotter eingedrungen ist und für die Verdauung desselben sorgt. Die gegen Ende des Embryonallebens erfolgende Umwandlung des so gebildeten provisorischen Mitteldarmepithels geht ebenfalls von diesen epithelial angeordneten Dotterzellen aus, und zwar in deren rückwärtiger, dem Proctodäum benachbarten Partie, indem sich einzelne der hier befindlichen Dotterzellen, die sich bisher an der Dotterresorption nicht beteiligt hatten, lebhaft vermehren und so das provisorische Mitteldarmepithel definitiv ersetzen. HEYMONS ist auf Grund dieser Befunde der Ansicht, daß das Entoderm durch die gesamten Dotterzellen dargestellt wird, derart, daß ein Teil von ihnen in den Dotter einwandert, wo sie als Trophocyten fungieren; nach Auflösung dieser Dotterzellen würde sich ein andrer Teil der Dotterzellen bzw. des inneren Keimblattes zu funktionierenden Entodermzellen umwandeln. Wenn auch diese sich in ihrer Tätigkeit erschöpft haben und zu degenerieren beginnen, würden sich die noch embryonal gebliebenen Zellen unter ihnen (die sich bisher an der Dotterresorption noch nicht beteiligt hatten) zu typischen Darmepithelzellen umwandeln und fänden immer noch weiterhin Ersatz durch undifferenziert gebliebene, in dem Darmepithel eingeschlossene Entodermzellen.

Diese Auffassung der Dotterzellen als Repräsentanten des Entoderms fand eine weitere Stütze als HEYMONS bei der Thysanure, *Lepisma saccharina*, die gleiche Form der Entstehung des Mitteldarmepithels feststellen konnte; er fand auch hier bei den niedersten Insekten, daß das resorbierende Darmepithel direkt aus den Dotterzellen hervorgeht, indem sich die Dotterzellen an die Muscularis des Mitteldarmes anlegen und dessen Epithelschicht darstellen. Auch hier konnte er an diesem Mitteldarmepithel zweierlei Zellen unterscheiden: große mit Dotter gefüllte, die später degenerieren, und kleinere, die eigentlichen Darmbildungszellen, von denen die Regeneration des Epithels ausgeht. *Scolopendra* und *Lepisma* zeigen somit in der Bildung des Mitteldarmes eine weitgehende Übereinstimmung, bei beiden Formen liefert das primäre Entoderm einerseits Dotterzellen und anderseits Darmepithelzellen, ohne zwischen diesen beiden Zellarten anfangs äußerliche Unterschiede erkennen zu lassen.

Endlich ist Frau TSCHOUPROFF bei ihren Untersuchungen über Entwicklung der Libellen zu einem ganz ähnlichen Resultate gekommen, da auch hier das Entoderm durch Dotterzellen repräsentiert wird, von denen die einen, die »Vitellophagen«, zur Dotterzerklüftung dienen, während die andern anfangs untätig verharren; beide Formen von

Dotterzellen legen sich von innen der Muscularis des Darmes an und bilden ein provisorisches Mitteldarmepithel; Stomodäum und Proctodäum werden wie sonst durch ectodermale Einstülpungen gebildet. Während aber die Vitellophagen später im Larvenleben allmählich zugrunde gehen, wird von den zwischen ihnen liegenden bisher untätigen Dotterzellen das definitive Mitteldarmepithel gebildet. In der Tatsache, daß bei Odonaten nicht der ganze Darm aus Ectoderm entsteht, und daß, ebenfalls im Gegensatz zu höheren Insekten, nicht das gesamte Entoderm zu Vitellophagen umgestaltet wird, sieht TSCHOUPROFF einen Beweis für die primitive Organisation der von ihr untersuchten Formen.

In neuester Zeit haben nun NUSBAUM und FULINSKI die Befunde HEYMONS an *Phyllodromia germanica* L. einer Nachprüfung unterzogen. Sie bestreiten die von HEYMONS behauptete Entstehung des Mitteldarmepithels aus den beiden Ectodermeinstülpungen, zu welcher Anschauung HEYMONS auf Grund schlecht konservierter Präparate gekommen sei. Nach ihren Darlegungen hat diese Darmpartie ihren Ursprung in einem besonderen Entoderm, das nicht durch Einstülpung, sondern durch Zellproliferation und Immigration aus dem äußeren Keimblatt entsteht. Dieses Entoderm setzt sich aus drei Teilen zusammen: einem in der Mittellinie des Körpers liegenden Zellstrang (»Chorda«) und je einer unpaaren Anlage, die dem Stomodäum bzw. Proctodäum aufliegt. Aus Resten der dem Stomodäum aufgelagerten unpaaren Entodermpartie soll später der Subösophagealkörper entstehen, der nach hinten mit dem erwähnten Chordastrang in Verbindung steht. Die Abspaltung dieses Entoderms aus dem Blastoderm soll in sehr früher Zeit vor sich gehen, teilweise gleichzeitig mit dem Mesoderm, das sich in den seitlichen Körperpartien vom Ectoderm ablöst. Von diesen Entodermanlagen gehen zahlreiche Zellelemente ab, wandern dem Dotter zu und vereinigen sich an seiner Oberfläche zu einer lückenlosen Membran, dem definitiven Mitteldarmepithel, das den Dotter gegen den Embryo abschließt, gleichzeitig über Stomodäum und Proctodäum glatt hinwegzieht, ohne mit diesen vorerst in Verbindung zu treten. Erst später legt es sich an diese ectodermalen Einstülpungen innig an, und dieses Stadium soll von HEYMONS in der geschilderten Weise zugunsten des Ectoderms mißdeutet worden sein.

Zu allen diesen Beobachtungen kommen nun die eigenartigen Resultate bei der Entwicklung des Mitteldarmes bei der von mir untersuchten Form: primäres (Dotterzellen-) Entoderm und nach dessen Zugrundegehen Ersatz durch Zellen mesodermalen Ursprunges. Recht interessant ist die Ähnlichkeit dieses Entwicklungsvorganges mit der

Mitteldarmbildung von *Loligo*, wie sie von Faussek[1] beschrieben wurde; auch bei *Loligo* geht das primäre Entoderm durch Degeneration zugrunde und wird durch Mesoderm ersetzt. Vor allem möchte ich aber betonen, daß auch bei Insekten schon einmal früher die Entstehung des definitiven Mitteldarmepithels aus Blutzellen, und zwar von Korotneff[2] für *Gryllotalpa* behauptet, diese Behauptung aber angesichts der Befunde von Heymons über die Darmbildung der Insekten von Korotneff wieder zurückgezogen wurde.

Was nun die Details dieser Mitteldarmentwicklung anbetrifft, so ist zunächst nicht zu bestreiten, daß bezüglich der ersten Anlage bei *Dixippus* und andern niederen Insekten, wie *Lepisma* und Odonaten, eine weitgehende Übereinstimmung herrscht. Beide Arten der sogenannten Dotterzellen, sowohl die, welche in den Dotter eindringen, als die, welche die Lamelle zusammensetzen, sind jedenfalls auch bei *Dixippus* identische Bildungen; sie in Übereinstimmung mit andern Autoren als »Dotterzellen« zu bezeichnen, ist sowohl hinsichtlich ihrer histologischen Beschaffenheit (auffallend große Zellen, wie sie sonst während der ganzen Entwicklung nicht vorkommen, mit einer bestimmten Kernstruktur) als auch ihrer Funktion (Auflösung des Dotters) vollkommen begründet. Ferner ist man mit Beziehung auf die Befunde Heymons bei *Scolopendra* gewiß berechtigt, die Dotterzellen auch in unserm Falle, wo sie die erste Anlage des Mitteldarmepithels bilden, als Repräsentanten des Entoderms aufzufassen. Folgerichtig sind auch die Trophocyten nichts andres als frühzeitig abgelöste Entodermzellen, die eben schon vorher zur Verarbeitung des Dotters verbraucht werden und daher an der Bildung der primären Entodermlamelle keinen Anteil mehr nehmen können. Heymons legt in seiner Arbeit über Scolopenderentwicklung sehr überzeugend dar, wie das ursprüngliche Entoderm in der aufsteigenden Tierreihe eine allmähliche Umwandlung erfährt, wie es bei Anneliden noch vollkommen zur Bildung des Mitteldarmes verwendet wird, wie dann bei höheren Formen (*Scolopendra*, apterygote Insekten) ein Teil dieses Entoderms bereits andern Funktionen (Auflösung des Dotters) dient, und daher nur der Rest zur Bildung des Mitteldarmes in Betracht kommt, um endlich bei der Mehrzahl der pterygoten Insekten nur mehr eine provisorische Verwendung zur Verdauung des Dotters zu finden, wobei diese Zellen gänzlich aufgebraucht werden, während das definitive Mitteldarmepithel dann notwendigerweise durch Zellen andern Ursprunges (ectodermale bei Orthopteren nach Heymons) ersetzt werden muß.

---

[1] Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitteil. der zool. Station in Neapel. Bd. XIV. 1900.

[2] Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. Nr. 4. 1885.

Dixippus würde sich somit bezüglich der ersten Darmanlage an *Scolopendra*, *Lepisma* und Odonaten anreihen und gleichzeitig einen Übergang zu den übrigen pterygoten Insekten darstellen, da bei ihm die Dotterzellen noch zum Aufbau des Darmes verwendet werden, diese Bildung jedoch keine dauernde ist, sondern, wie bei den übrigen pterygoten Insekten von vornherein, durch Zellen andern Ursprunges ersetzt werden muß. In dieser Hinsicht würde jedoch *Dixippus* in seiner Darmentwicklung keine auffälligen Besonderheiten bieten, da ja die Orthopteren in vieler Beziehung ursprünglichere Charaktere beibehalten haben, wenn es auch merkwürdig ist, daß nach Heymons bei andern Orthopteren Dotterzellen überhaupt nicht mehr zur Darmbildung, auch vorübergehend nicht, herangezogen werden, und sogar bei einer dem *Dixippus* außerordentlich nahe verwandten Form (*Bacillus rossii*) ein derartiger Befund nicht erwähnt wird. Völlig abweichend gestaltet sich jedoch bei *Dixippus* der Ersatz des primären Entoderms, nämlich durch mesodermale Elemente, die »Blutzellen«, und nicht, wie man in Analogie zu andern Orthopteren erwarten sollte, durch Zellen ectodermaler Abkunft.

Bis zu einem gewissen Grade stehen nun meine Befunde mit denen von Nusbaum und Fulinski bei *Phyllodromia* im Einklang, da ja nach diesen Autoren der größte Teil des Mitteldarmes aus »Blutzellen« des Chordastranges seinen Ursprung nimmt, der allerdings nach ihnen einen Teil eines besonderen Entoderms repräsentiert. Doch ist bei *Dixippus* (Fig. 5) an der mesodermalen Abkunft dieses Chordastranges nicht zu zweifeln. Die vorderste Partie des Entoderms entsteht nach Nusbaum und Fulinski teilweise auch aus dem Subösophagealkörper, also eine weitere Übereinstimmung mit der Entwicklung bei *Dixippus*; nach Heymons, dessen Befunde ich in dieser Richtung vollkommen bestätigen kann, sind jedoch die Subösophagealkörper Teile der seitlichen vorderen Mesodermanlagen, während die genannten beiden Autoren dieses Gebilde als einen Teil einer vorderen unpaaren Entodermanlage beschreiben. Von dieser vorderen unpaaren Entodermanlage, die sich nach Nusbaum und Fulinski bei *Phyllodromia* sehr zeitig aus dem Blastoderm durch reichliche Einwanderung von Zellen unmittelbar hinter der Anlage des Stomodäums entwickelt und teils den vordersten Abschnitt des Mitteldarmepithels, teils die Subösophagealkörper liefern soll, habe ich bei *Dixippus* keine Spur entdecken können, obwohl ich das sehr reichliche Material genauestens in dieser Hinsicht durchsuchte; ebensowenig konnte ich hier die Andeutung einer hinteren unpaaren Entodermanlage wahrnehmen.

Übrigens deuten verschiedene Stellen in der Arbeit von HEYMONS über Orthopterenentwicklung darauf hin, daß auch dieser Autor Bilder gesehen hat, welche die Beteiligung der Blutzellen (bzw. von Zellen, die bisher als »Blutzellen« beschrieben wurden) an der Entstehung des Mitteldarmes auch bei den von ihm untersuchten Orthopteren nicht so unglaubwürdig machen. So sagt er über die Entwicklung von *Forficula* (vgl. S. 56 und 107 seiner Arbeit), daß sich Scharen dieser Blutzellen an die Dotteroberfläche anlegen, und man dadurch auf die Vermutung kommen könnte, daß diese mesodermalen Zellelemente Anteil an der Bildung des Mitteldarmes nehmen; diese Annahme meint er dadurch hinfällig machen zu können, daß sich die Blutzellen stets sehr deutlich von den charakteristischen Epithelzellen des Mitteldarmes unterscheiden und auch nach der Vereinigung der Epithellamellen noch in unverminderter Zahl angetroffen werden. Noch bestimmter äußert er sich in dieser Hinsicht, wie schon NUSBAUM und FULINSKI sehr richtig bemerken, bei der Entwicklung von *Periplaneta* (vgl. S. 111 seiner Arbeit): »Eher könnte höchstens bei *Periplaneta* daran gedacht werden, daß einzelne Blutzellen, welche sich, wie oben erwähnt, zum Teil der Dotteroberfläche angelagert haben, in die Epithellamellen übergingen und zu deren Vergrößerung beitrügen. Dies ist aber unwahrscheinlich, denn wenn sich die Blutzellen auch nicht in so überzeugender Weise wie bei andern Insekten unterscheiden lassen, so können sie doch meist ganz gut durch ihre Größe und starke Tinktionsfähigkeit gerade von den Epithelzellen des Mitteldarmes auseinander gehalten werden.« Auch an verschiedenen Stellen seiner Abbildungen, die teilweise große Ähnlichkeit mit den meinen zeigen (vgl. Fig. 56, Taf. VII und Fig. 87, Taf. XI seiner Arbeit), läßt sich erkennen, daß auch bei den von ihm untersuchten Formen die Beteiligung der Blutzellen an der Bildung des Mitteldarmes nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen ist.

Ein Punkt wäre noch zu besprechen, nämlich, daß bei der geschilderten Mitteldarmentwicklung von *Dixippus* von einem bipolaren Ursprung des Mitteldarmepithels, wie er ja sonst als für Insekten typisch beschrieben wurde, keine Rede sein kann. Die Bildung des (sekundären) definitiven Mitteldarmepithels geht zwar am vorderen und hinteren Darmende etwas früher vor sich als in der Körpermitte, doch ist diese Erscheinung nicht so regelmäßig, um von einer auffallenden Bipolarität sprechen zu können. Da jedoch diese definitive Mitteldarmentwicklung als ein sekundärer Vorgang aufzufassen ist, kann man dem Fehlen dieser Bipolarität wohl keine besondere Bedeutung beilegen, um so mehr, da ja auch bei Formen wie *Lepisma* und Odonaten das primäre und gleichzeitig definitive Entoderm sich an zahlreichen Stellen (multipolar und nicht bipolar) anlegt. Allerdings findet HEYMONS bei den etwas höher stehenden Orthopteren wieder ein Auftreten der Bipolarität in Form der beiden ectodermalen Epithellamellen. HEYMONS vertritt aber in seiner Arbeit über Scolopenderentwicklung (vgl. S. 207 dieser Arbeit) die Ansicht, daß nach Aufbrauchung des primären Entoderms in Form der Dotterzellen während des Embryonallebens, wie er es für alle höher stehenden Insekten als Regel annimmt, der Ersatz einfach durch die benachbarten, noch undifferenzierten embryonalen Zellen, ganz gleichgültig welchem Keimblatt sie angehören, erfolgt. Es ist nun natürlich, daß dort, wo dieser Ersatz eben von den beiden Ectodermeinstülpungen ausgeht, eine solche Bipolarität zu erkennen ist, während bei *Dixippus* der Ersatz in der ganzen Länge des Embryo von einem mittleren Mesodermstrang ausgeht und von einer Bipolarität der Mitteldarmanlage keine Rede sein kann.

Somit würde *Dixippus*, der sich vermöge der Bildung seines primären Darmepithels eng an andre phylogenetisch tiefstehende Insekten anschließt, bezüglich der Bildung des definitiven Mitteldarmes aus mesodermalen Elementen eine ganz exzeptionelle Stellung einnehmen, als ein neuer Beweis dafür, daß nach Verwendung des primären Entoderms zu andern Zwecken der Ersatz von andern Zellen, gleichgültig aus welchem Keimblatte stammend, durchgeführt wird, im ganzen und großen aber eine neue Bestätigung der Anschauungen HEYMONS' über die Keimblätter bei den Insekten, wie er sie in seinen Arbeiten überEntwicklung der Scolopender und der Orthopteren ausführlich dargelegt hat.

Zum Schlusse meiner Arbeit erlaube ich mir, Herrn Hofrat Prof. VON GRAFF für die Erlaubnis, die reichhaltige Bibliothek des Grazer zoologischen Institutes ausgiebig benutzen zu dürfen, sowie Herrn Prof. Dr. L. BÖHMIG für die Anregung und Förderung dieser Untersuchungen meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Linz, im Oktober, 1909.

Nachschrift.

Da ich erst nach Drucklegung meines vorstehenden Aufsatzes Kenntnis von der Arbeit von NUSBAUM und FULIŃSKI: Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei *Gryllotalpa vulg.* Latr. (diese Zeitschr. Bd. XCIII, Heft 2) erhielt, konnte ich diese Arbeit nicht berücksichtigen.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

amn, Amnion;
bg, Bauchganglienkette;
bh, Blutzellenhäufchen (Blutzellenstrang);
blz, Blutzellen;
cöls, Cölomsäckchen;
D, kompakter Dotter;
dz_1 Dotterzellen, welche in den Dotter eindringen,
dz_2 Dotterzellen, welche die Entodermlamelle bilden;
ekt, Ectoderm;
ext, Extremität;
fk, Fettkörper;
gz, Genitalzellen;
Lbz, Lamelle von Blutzellen (sekundäres Entoderm);
ms, Mesoderm;
mus, Muskulatur;
Proct, Proctodäum;
ser, Serosa;
sns, Anlage des Schlundnervensystems;
sök, Subösophagealkörper;
spms, splanchnisches Mesoderm;
st, Tracheenstigma;
stom, Stomodäum.

Die Figuren, die sich sämtlich auf *Dixippus morosus* Br. beziehen, sind nur ganz wenig schematisiert und, wo nicht anders angegeben, nach LEITZ, Objektiv VI, Ocular 3 gezeichnet.

Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch eine etwa 25 Tage alte Embryonalanlage. Vom Blastoderm wandern Dotterzellen nach innen, die teils in den Dotter selbst einwandern (dz_1), teils sich zu einer Lamelle aneinander legen (dz_2).

Fig. 2. Querschnitt durch einen etwa 32 Tage alten Embryo. Mesoderm (*ms*) wandert allenthalben aus dem Ectoderm (*ekt*) ein, über das Ganze zieht die Lamelle von Dotterzellen (dz_2).

Fig. 3. Längsschnitt durch einen Keimstreifen, etwas weiter entwickelt als der in Fig. 1. Man sieht die Lamelle von Dotterzellen vollständig (dz_2), zahlreiche Dotterzellen (dz_1) haben sich dem kompakten Dotter (*D*) angelegt; in der Länge des Keimstreifens beginnt die Einwanderung des Mesoderms (*ms*) und in der hinteren Partie die der Genitalzellen (*gz*). Objektiv III, Ocular 3.

Fig. 4. Querschnitt durch einen 40 Tage alten Embryo. Nach innen die Lamelle von Dotterzellen (dz_2); Cölomsäckchen (*cöls*) sind bereits gebildet, jedoch nur das linke wegen etwas schiefer Schnittführung voll getroffen. Zwischen beiden Cölomsäckchen ein zellenfreier Raum, darunter die sich lebhaft vermehrenden Zellen der Bauchganglienkette (*bg*).

Fig. 5. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo als den in Fig. 4. Das Bild ist nach mehreren in der Serie aufeinander folgenden Bildern kombiniert gezeichnet. Das linke Cölomsäckchen schickt einen zungenförmigen Fortsatz (*bh*) gegen die Körpermitte, von dem sich »Blutzellen« (*blz*) loslösen um sich an die Dotterzellenlamelle anzulegen.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Embryo von dem gleichen Entwicklungsstadium wie in Fig. 8 im Längsschnitt gezeichnet. An- und Einwanderung von Blutzellen in die Dotterzellenmembran.

Fig. 7. Längsschnitt durch die seitliche Partie eines etwa 50 Tage alten Embryo. Cölomsäckchen der Länge nach getroffen. Zusammenhang der in die Dotterzellenlamelle einwandernden Blutzellen (*blz*) mit den seitlichen Partien der Blutzellenhäufchen (*bh*) deutlich zu erkennen.

Fig. 8. Längsschnitt in der Medianlinie durch einen etwa 45 Tage alten Embryo. Von den Blutzellenhäufchen (*bh*) sowohl als den Subösophagealkörpern (*sök*) lösen sich Blutzellen (*blz*) los, wandern gegen die an dieser Stelle bereits von Dotterzellen freie Lamelle, um in diese einzutreten.

Fig. 9. Längsschnitt. Beginn der Stomodäaleinstülpung (*stom*), welche vom Mesoderm (*ms*), das sich bereits von der Kuppe zurückgezogen hat, rings umgeben wird. Über das Stomodäum zieht die Dotterzellenmembran (dz_2) hinweg.

Fig. 10. Längsschnitt, Partie aus der Mitte der Embryonalanlage. Die größtenteils gebildete Lamelle von Blutzellen (*Lbz*) haftet an den Stellen, wo sich Blutzellenhäufchen (*bh*) finden, diesen innig an.

Fig. 11. Eine Dotterzelle aus der Dotterzellenlamelle. Homogen. Immersion 1/12, Ocular 3.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Embryo in der Gegend des Stomodäums (entsprechend der in Fig. 14 durch den Pfeil angedeuteten Richtung). Das Stomodäum (*stom*) ist oben von der Blutzellenlamelle (*Lbz*) überzogen, nach unten hin in Mesoderm (*ms*) eingelagert. Die Subösophagealkörper (*sök*) zeigen noch den Zusammenhang mit der Blutzellenlamelle.

Fig. 13. Zwei degenerierende Dotterzellen (dz_2) aus der Dotterzellenlamelle, zwischen ihnen eine bereits in die Membran aufgenommene Blutzelle (*blz*). Homogene Immersion 1/12, Ocular 3.

Tafel V.

Fig. 14. Längsschnitt durch einen 50 Tage alten Embryo, Gegend des Stomodäums (*stom*). Bildung der Blutzellenlamelle (*Lbz*) über der Kuppe des Stomodäums, Zusammenhang derselben mit dem Subösophagealkörper (*sök*); einem aufgefaserten Teil der Lamelle liegt eine degenerierende Dotterzelle an (dz_2).

Fig. 15. Längsschnitt durch einen 55 Tage alten Embryo, Gegend der Proctodäaleinstülpung (*Proct*), die von der Blutzellenlamelle (*Lbz*) überzogen wird.

Fig. 16. Querschnitt durch einen 70 Tage alten Embryo, Gegend des Stomodäums (*stom*). Dieses zeigt nach oben (*sns*) den Querschnitt der Anlage des Schlundnervensystems. Von den Subösophagealkörpern (*sök*) ziehen noch zahlreiche Zellen (*blz*) zu der Blutzellenlamelle (*Lbz*).

Fig. 17. Längsschnitt durch einen 62 Tage alten Embryo, Gegend des Stomodäums (*stom*), das nach vorn einen Fortsatz (*sns*), die Anlage des künftigen Schlundnervensystems, entsendet, und nach innen zu von der in der Mitte durchrissenen Blutzellenlamelle (*Lbz*) bedeckt wird. Der Schnitt ist etwas schief geführt, so daß die äußere Öffnung der Stomodäaleinstülpung nicht getroffen erscheint.

Fig. 18. Querschnitt durch einen 70 Tage alten Embryo, etwa in Körpermitte. Die Blutzellenlamelle (*Lbz*) ist fertig gebildet, an ihrer Außenseite schiebt sich die Anlage des splanchnischen Mesoderms (*spms*) jederseits gegen die Mitte vor. Objektiv III, Ocular 3.

Untersuchungen an parasitischen Flagellaten.

I. Teil.

Lophomonas blattarum Stein, L. striata Bütschli.

Von

C. Janicki.

(Istituto di Anatomia Comparata della R. Università di Roma.)

Mit 16 Figuren im Text und Tafel VI—IX.

Inhaltsangabe.

Seite
I. *L. blattarum* Stein 244
  A. Einleitendes, Bau und allgemeine Lebenserscheinungen 244
  B. Kernteilung 263
    a. Bei einkernigen Formen 263
    b. Vergleichendes über die Kernteilung 274
    c. Kernvermehrung bei zwei- bzw. mehrkernigen Formen. 288
  C. Encystierung 294
II. *L. striata* Bütschli 298
  A. Bau und allgemeine Lebenserscheinungen 298
  B. Kern- und Körperteilung 304
  C. Encystierung 306
III. Schlußbemerkungen 309
Literaturverzeichnis 311
Erklärung der Abbildungen 313

Auf den folgenden Seiten sollen die Resultate einer Untersuchung über die zwei im Enddarm von *Periplaneta orientalis* parasitierenden, wenig bekannten *Lophomonas*-Arten mitgeteilt werden. Ein lückenloser Aufschluß über den gesamten Lebenscyclus der genannten parasitischen Flagellaten ist mir zwar bis zur Stunde nicht geglückt; immerhin halte ich es für angebracht, die gewonnenen Beobachtungen, welche zur Klärung der Organisation und Lebenserscheinungen der Lophomonaden beitragen, der Öffentlichkeit zu übergeben. Es wird mein Bestreben sein, das noch fehlende Zwischenglied in der Entwicklung dieser Parasiten durch weitere Studien aufzufinden.

Herrn Prof. B. Grassi, in dessen Institut und auf dessen Anregung die vorliegende Arbeit ausgeführt worden ist, spreche ich auch an dieser Stelle für alle mir in reichem Maße durch Rat und Tat zuteil gewordene Unterstützung meinen verbindlichsten Dank aus.

I. Lophomonas blattarum Stein.

A. Einleitendes, Bau und allgemeine Lebenserscheinungen.

L. blattarum ist zum ersten Male von Stein im Jahre 1860 beschrieben worden (45). Da die Steinsche Beschreibung manche treffliche Beobachtung — neben unvermeidlichem Irrtum — enthält, so mag sie hier in ihrem Hauptteil wiedergegeben werden.

> »Der Körper ist für gewöhnlich kugelrund, nackt und glatt. Sein sehr blasses, farbloses Parenchym aber ziemlich weich, nachgiebig und dehnbar, so daß das Tier auch die Oval-, Birn- und Nierenform annehmen kann. Der vordere Körperpol trägt einen Schopf langer, wallender und flackernder geißelförmiger Wimpern, die so lang sind als der Körper. Ihre Zahl läßt sich nicht genau bestimmen, da sie so dicht nebeneinander stehen, daß sie oft wie ein einziger, dicker, kegelförmiger, gedrehter und nur an der Spitze zerfaserter Strang erscheinen. Je nachdem sich dieser Strang mehr oder weniger in die ihn zusammensetzenden Fasern gesondert hat, erscheint die Zahl der Wimpern kleiner oder größer. Sie kommen nicht genau aus einem Punkte, sondern stehen in einer sehr engen, fast halbkreisförmigen Linie, innerhalb der eine sehr kleine Mundöffnung liegen muß. Denn man trifft im Parenchym häufig sehr kleine, aus der Umgebung herrührende Körner und kurze fädige Körperchen (wahrscheinlich verschluckte Vibrionen). Am hinteren Körperpol sah ich einige Male das Ausscheiden solcher Fädchen. Unmittelbar hinter dem Wimperschopf fällt stets sofort ein solider, opaker, scharf begrenzter, scheibenförmiger Körper auf, der ganz nahe unter der Körperoberfläche liegt. Es scheint dies der Nucleus zu sein, denn es ließ sich sonst nirgends ein nucleusartiges Gebilde auffinden; auch ein contractiler Behälter konnte nicht bemerkt werden. — Der Durchmesser der kugelförmigen Individuen beträgt gewöhnlich $^{1}/_{63}$—$^{1}/_{48}'''$. Die Tiere bewegen sich nur kurze Zeit in dem mit Wasser verdünnten Mastdarminhalte der Schaben gewandt und schnell nach Art andrer monadenartiger Infusorien; dann zerfasert sich der Wimperschopf, und obwohl nun die einzelnen Fasern noch lange für sich hin und her schwingen, wird der Körper doch nur noch langsam im Kreise umhergewälzt, ohne weit von der Stelle zu kommen« (45, S. 49, 50).

Auf diese Beschreibung läßt Stein eine Bemerkung folgen, wo er die Vermutung ausspricht, es möchte vielleicht *L. blattarum* Embryonalform von *Plagiotoma blattarum* = *Nyctotherus ovalis* sein. Doch fügt dieser Forscher unmittelbar hinzu, daß sich für diese Vermutung kein weiterer Anhalt finden läßt. Heute kommt denn auch der Steinsche Gedanke selbstverständlich nicht in Betracht.

Bütschli gedenkt zuerst der Gattung *Lophomonas* mit wenigen

Worten in seiner Beschreibung der Oxyuriden von *Periplaneta* im Jahre 1871. Später, im Jahre 1878, unterzieht er den von STEIN entdeckten Parasiten einer eingehenden Beschreibung, zusammen mit der neu von ihm begründeten, jedoch mit einem Fragezeichen versehenen Species *L. striata* und begleitet seine Beschreibung mit Abbildungen (3). BÜTSCHLIS Beobachtungen, auf die ich im Laufe der Darstellung im einzelnen zurückzukommen mehrfach Gelegenheit haben werde, beziehen sich, was *L. blattarum* anbetrifft, namentlich auf die Zusammensetzung des Geißelschopfes, auf den Bau der vorderen, den Nucleus beherbergenden Körperpartie, auf die Nahrungsbestandteile und deren Aufnahme, sowie auf die Teilungszustände des Flagellaten. An *L. striata* schildert BÜTSCHLI die allgemeine, so charakteristische Körperbeschaffenheit und spricht, auf die übereinstimmenden Züge im Bau der beiden Arten sich stützend, die Vermutung aus, daß *L. striata* einen in seiner wahren Bedeutung uns noch unbekannten Zustand von *L. blattarum* darstelle. — In demselben Jahre publiziert STEIN in der III. Abteilung seiner großen Monographie der Infusorien einige nach scharfer Beobachtung entworfene Figuren von *L. blattarum* (46). — GRASSI fügt im Jahre 1882 einige wenige Beobachtungen zu BÜTSCHLIS Beschreibung hinzu und gründet die Familie der Lophomonadidea (14), was übrigens ein Jahr vorher schon durch J. KENT geschehen war (25). — Schließlich bespricht BÜTSCHLI die Gattung *Lophomonas* in seinem großen Protozoenwerk im Jahre 1889 auf Grund neuer Untersuchungen in Gemeinschaft mit BLOCHMANN, an der Hand von mehr ins einzelne eingehender Figuren (5). Es wird in Bestätigung einer älteren Beobachtung STEINS die Anordnung des Geißelbusches in einer etwa halbkreisförmigen Zone hervorgehoben, in der Umgebung des Kernes wird eine Partie »dichteren Plasmas«, das den Kern mantelartig umhüllt, erkannt, sowie eine stabartige Bildung innerhalb des Körpers von der Kerngegend gegen das Hinterende des Tieres verfolgt. Es mag hier der Vollständigkeit halber die BÜTSCHLIsche Diagnose der Gattung *Lophomonas* abgedruckt werden:

»Klein (L. bis 0,03 und etwas mehr). Farblos; biegsam und etwas metabolisch bis starr. Gestalt kugelig bis beutel- und spindelförmig. Hinterende breit abgerundet bis zugespitzt. Vorderende gewöhnlich etwas verschmälert und mit einem abgestutzten, meist ein wenig vertieften kreisrunden Feldchen versehen, welchem der dichte Wimperbusch entspringt. Dieser erhebt sich auf einer engen, etwa halbkreisförmigen Zone des Feldchens; ist also nicht völlig geschlossen. Er besteht aus sehr dicht gestellten, langen, geißelartigen Cilien, von welchen die centralen körperlang werden können, die äußeren dagegen meist kleiner bleiben. Auch sind die ersteren gewöhnlich eine Strecke weit zu einem

Schopf verklebt; erst ihre Enden werden frei. Dicht hinter dem Feldchen liegt ein rundlicher Nucleus, welcher gewöhnlich eine Partie dichteren Plasmas mantelartig umhüllt. Zuweilen läßt sich eine dünne stabartige Bildung vom Hinterrand dieser Kernumhüllung bis ans Hinterende des Tieres verfolgen. Ein Mund wurde bis jetzt mit voller Sicherheit nicht beobachtet, doch glaubte Stein eine kleine Öffnung im Feldchen des Vorderendes zu bemerken. An der Nahrungsaufnahme ist wegen der im Plasma zu beobachtenden, gefressenen Körper, hauptsächlich Stärkekörnern, nicht zu zweifeln. Bei einer Form (*L. striata* B.) ist das gesamte Plasma gewöhnlich mit langen stäbchenartigen Gebilden von unbekannter Bedeutung erfüllt. — Parasitisch. Enddarm von *Periplaneta orientalis* und vielleicht auch *Gryllotalpa*. 1—2 Arten. Europa (5, 1775—76).

Daselbst bespricht Bütschli die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Lophomonas*, wie der Trichonymphidae überhaupt, worauf ich am Schluß dieser Arbeit zurückkomme.

Bei Gelegenheit einer Untersuchung von ectoplasmatischen Bildungen bei Protisten bildet J. Kunstler im Jahre 1904 eine schwach deformierte *L. striata* ab, die fälschlich von diesem Autor als *L. blattarum* bezeichnet wird (29).

Über einen Teil der vorliegenden Untersuchungen wurde in einer vorläufigen Publikation berichtet (24).

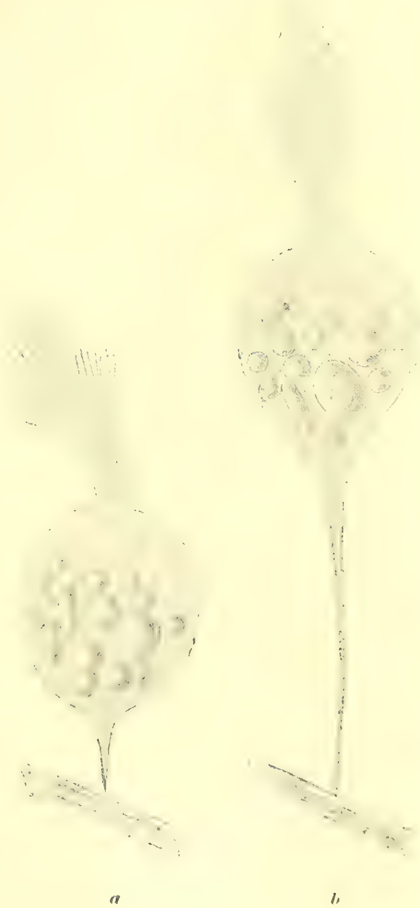
Die Küchenschaben wurden aus Bäckereien und Wohnungen bezogen und zum Teil sofort zur Untersuchung verwendet, zum Teil in einer großen, mit Zinkblech ausgeschlagenen Holzkiste unter Darreichung von gekochter Polenta wochen- und monatelang hindurch aufbewahrt. Auf diesem Wege standen fast immer infizierte Tiere zur Verfügung. Das Vorkommen von *Lophomonas* bei *Periplaneta* ist eine nicht sehr häufige Erscheinung, wenn aber vorhanden, finden sich die Flagellaten meistens in ungeheuern Scharen, und zwar sind es fast immer die weiblichen, im hohen Grade gefräßigen Schaben, welche die in Rede stehenden Parasiten in großen Mengen in ihrem Enddarm beherbergen. Unter den weiblichen Schaben mag das Vorkommen von *Lophomonas* auf etwa 10% angeschlagen werden. Schon bei der Betrachtung des aus dem Körper mit Hilfe einer Nadel herausgezogenen, noch unversehrten Enddarmes mit bloßem Auge kann man mit einer gewissen Sicherheit auf das Vorhandensein oder Fehlen von parasitischen Protozoen schließen. Ist der Enddarminhalt eingedickt und der Darm überhaupt wenig gefüllt, Bedingungen, welche meistens eben für die männlichen Schaben zutreffen, aber auch bei Weibchen natürlicherweise vorkommen, so hat man kaum Aussicht, Protozoen anzutreffen, höchstens etwa nur in geringer Anzahl den sehr gemeinen

Nyctotherus ovalis. Bei dünnflüssigem und reichlichem Enddarminhalt fehlen die Parasiten, sei es Protozoen oder Bakterien, wohl niemals, und zwar deutet eine Abblassung in der Pigmentierung des sonst beinahe schwarz aussehenden Enddarmes auf reiche Gegenwart von Lophomonaden, sowie von *Entamoeba blattae.* Meistens werden die beiden Arten von *Lophomonas* gemeinsam im Enddarm von ein und demselben Individuum angetroffen, in seltenen Fällen kommen die *L. blattarum* bzw. *L. striata* allein vor.

Die Untersuchung im lebenden Zustand wurde in mit physiologischer Kochsalzlösung bzw. Albuminlösung verdünntem Enddarminhalt ausgeführt. Von großem Vorteil für das Eindringen in feinere Strukturen am lebenden Material erweist sich der Zusatz von schwacher Pikrinsäure, wodurch die Flagellaten nicht getötet werden, wohl aber ihre Bewegungen verlangsamen und bei geeignet gewählter Verdünnung die Einzelheiten des inneren Baues mit aller gewünschten Klarheit hervortreten lassen (nach GRASSI und FOÀ). Unter Umständen ist der Zusatz von einer Spur Essigsäure zur Pikrinsäure angezeigt. — Zur Fixierung der Deckglasausstrichpräparate hatte die SCHAUDINNsche Lösung (Sublimat-Alkohol-Essigsäure) die besten Resultate ergeben, ferner wurde namentlich für besondere Zwecke die HERMANNsche Lösung sehr geeignet befunden. Nicht schlecht für manche Strukturen bei *L. blattarum* ist auch die Pikrinessigsäure nach BOVERI. Gefärbt wurde vorwiegend mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, außerdem zur Kontrolle mit DELAFIELDS Hämatoxylin, das sehr gute Resultate gibt; Boraxkarmin ist weniger geeignet.

Die Gestalt von *L. blattarum* ist rundlich-eiförmig bis beutelförmig, seltener regelmäßig rund. Der eine Pol des zierlichen Flagellaten ist schwach vortretend und abgestutzt, das ist das vordere, den Flagellenschopf tragende Ende, der andre, der hintere Pol erscheint regelmäßig abgerundet. Der Körper ist nackt, d. h. ohne feineren Cilienbesatz, wie ein solcher z. B. der verwandten *Joenia* zukommt. Bei ungehinderter Bewegung zeigt der Körper keinerlei Gestaltsänderungen, es ist ausschließlich der Flagellenbusch, der arbeitet, und höchstens wird eben durch diesen letzteren das vordere Körperende hin- und hergezerrt. Wenn das Tier aber sich zwischen den mannigfachen Bestandteilen des Enddarminhalts hindurchzuwinden hat, erweist es sich als im höchsten Grade geeignet, seine Körpergestalt zu wechseln. Vorwiegend ist es auch in diesem Fall wiederum das Vorderende, das gleichsam herumtastend in stoßartigen, raschen, die Richtung fortwährend wechselnden

Bewegungen in Lücken und Ritzen unter weitgehender Gestaltsänderung einzudringen versucht. Der übrige Körper erleidet mannigfache Verzerrungen, welche aber momentan ausgeglichen werden, so daß das Tier seine normale Gestalt wieder annimmt. Besonders lebhaft werden diese Formveränderungen von *Lophomonas,* wenn das Tier anstatt mit einem einzigen Flagellenschopf mit deren zwei oder drei oder fünf ausgestattet ist, was bei Teilungszuständen des Flagellen vorkommt, worauf ich noch zurückkommen werde (vgl. die Textfig. 9 und 10, S. 272, 274). Der Bildung von fingerartigen Lobopodien, wie am Vorderkörper von *Joenia annectens* nach Grassi, begegnet man bei *Lophomonas* nicht. — Nur ausnahmsweise wird beobachtet, daß die *L. blattarum* an ihrem Hinterende ein feines plasmatisches Fädchen ausbildet, welches bei der Bewegung des Tieres nachgeschleppt wird und welches zum temporären Festheften des Flagellaten an fremde Gegenstände verwendet werden kann (Textfig. 1 *a*). In derartig sitzender Stellung zieht das Tierchen durch starke Arbeit der Flagellen den Faden sehr bedeutend aus, so daß derselbe die Körperlänge des Flagellaten übertrifft (Textfig. 1 *b*); im nächsten Moment zieht sich der Faden wieder zusammen. (Der plasmatische Faden ist nicht etwa mit dem manchmal über den hinteren Körperrand herausragenden Ende des Achsenstabes zu verwechseln, worüber weiter unten.) Dauernd festsitzende Formen,



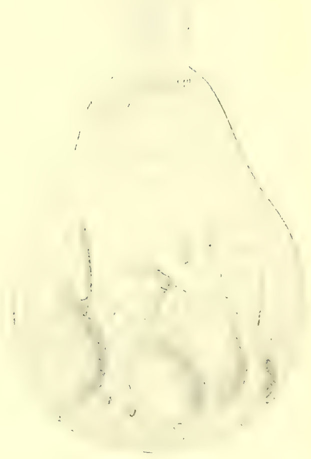
Textfig. 1 *a* und *b*.

L. blattarum in vorübergehender Festheftung an einem Fremdkörper des Enddarminhalts. Nach dem Leben. Vergr. etwa 2900.

als besonderer Entwicklungszustand des Tieres, sind bei *L. blattarum* nicht bekannt.

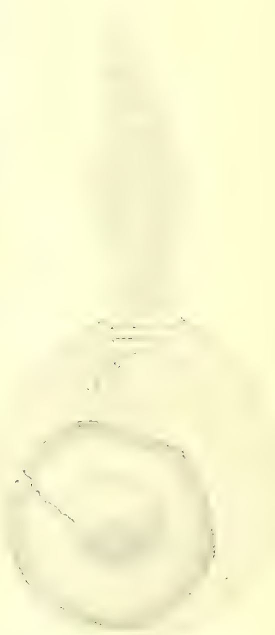
Die Größe von *L. blattarum* wechselt innerhalb sehr weiter Grenzen. Gewöhnlich werden Individuen mit einem Längsdurchmesser von etwa 0,018—0,023 mm beobachtet, doch kommen auch viel kleinere Tiere vor, und anderseits wird als Maximum 0,032 mm im Längsdurchmesser erreicht. Im Teilungszustand, namentlich bei der später zu schildernden multiplen Kernvermehrung, wachsen die Tiere beträchtlich an; so kann z. B. ein mit acht Kernen ausgestattetes freibewegliches Individuum (vgl. Textfig. 13, S. 291) einen Durchmesser von 0,044 mm erreichen.

Das Körperplasma erscheint im vegetativen Zustand, am lebenden Objekt beobachtet, homogen, lichtbrechend, sehr wenig körnig; eine Differenzierung in Ecto- und Entoplasma ist nicht vorhanden. Fast immer wird der überwiegende Teil des Körpers, und zwar seine hintere, größere Partie dicht mit Nahrungskörpern gefüllt angetroffen. Der vordere Teil, welcher den Kern mit dessen Nebenapparaten beherbergt, ist stets frei von Nahrungskörpern (vgl. Textfig. 2 u. f.), wie das schon Bütschli richtig beobachtet hatte. Das außerordentlich gefräßige Tier ernährt sich von festen Substanzen verschiedener Art: wenn die Schaben Stärke gefressen haben, so bildet diese die bevorzugte Nahrung des Parasiten, sonst sind es die zahlreichen Commensalen bzw. Parasiten der Küchenschabe, welche sich die *L. blattarum* als Nahrung aneignet, und zwar Hefesporen, Sporen von *Pleistophora* sowie Bakterien. Die Vermutung Steins, daß am vorderen Körperende innerhalb des Feldes, wo die Flagellen inserieren, »eine sehr kleine Mundöffnung liegen muß«, kann nicht bestätigt werden; diese Vermutung wurde schon von Bütschli angezweifelt (3, S. 260) und auch von Grassi nicht bestätigt (14, S. 42). (Es ist mir bekannt, daß Fr. Schaudinn, nach mündlicher Mitteilung an Prof. Grassi, ähnlich wie Stein zur Annahme einer Mundöffnung am vorderen Körperende innerhalb des Flagelleninsertionsfeldes hinneigte; offenbar aber stützte sich diese Annahme nur auf gelegentliche, flüchtige Beobachtung.) Bütschli vermutet, »daß möglicherweise gerade das Hinterende eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielt«, wobei er unter »Hinterende« wohl die gesamte überwiegende Körperpartie versteht, welche für gewöhnlich mit Nahrungsballen gefüllt erscheint (3, S. 260). Und in der Tat kann ich den Bütschlischen Gedanken bestätigen, wobei es im einzelnen aus meinen Beobachtungen zu folgen scheint, daß namentlich die seitlichen Flanken der überwiegenden hinteren Körperpartie an der Aufnahme von fester Nahrung sich betätigen. Schon ein bloßer Blick auf die Textfig. 3 belehrt ohne weiteres, daß das Vorderende des Tieres mit dem komplizierten und zarten, später zu schildernden Kern- und Geißelapparat unmöglich zur Einführung der geformten, in dem genannten Fall ausnehmend voluminösen Nahrung dienen kann. Hier handelt es sich um ein bloßes Umfließen des großen Stärkekornes von seiten des Flagellaten, wozu ein jeder Teil der Körperoberfläche, ausgenommen selbstverständlich das vordere Ende, gleich gut befähigt sein dürfte. Es erinnert das an das Umfließen eines Stärkekornes durch *Bodo angustatus* Djrd. (= *Monas amyli* Cienk.) nach den Beobachtungen Cienkowskis[1]. Bei der Aufnahme kleinerer Körper, was bei unsrer *Lophomonas* die Regel ist, kommen namentlich, wie gesagt, die seitlichen Flanken des Tieres in Betracht: das Tier sucht mit seiner



Textfig. 2.

L. blattarum, nach dem Leben. Vergr. etwa 2700.



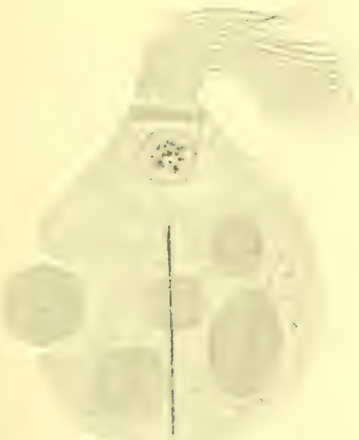
Textfig. 3.

L. blattarum mit einem aufgefressenen großen Stärkekorn; nach dem Leben. Vergr. etwa 2700.

---

[1] Zitiert nach Bütschli (5), S. 694, 695, Taf. XLVI, Fig. 6*d*—*e*.

seitlichen Körperfläche sich dem Nahrungsobjekt anzuschmiegen, bildet unmittelbar unter diesem letzteren eine kleine Delle aus (vgl. Textfig. 4), und umfließt mit dem freien Körperrand die Beute, alles Vorgänge, die sich mit außerordentlicher Schnelligkeit abspielen. Daß unter solchen Umständen die Pellicula unsres Tieres kein starres Gebilde sein kann, ist augenscheinlich. Noch einfacher als die Nahrungsaufnahme vollzieht sich die Nahrungsausstoßung, die sehr oft, man möchte sagen vom Tiere ungewollt, zustande gebracht wird. Wenn nämlich *L. blattarum* mit Nahrungskörpern, etwa Hefesporen, reich gefüllt zwischen den verschiedensten Bestandteilen des Enddarminhalts sich mit Mühe und unter Gestaltsveränderung hindurchwindet, so ist es ein leichtes, zu beobachten, wie der eine oder der andre Nahrungskörper durch die erlittene Pressung blitzschnell an einer beliebigen Körperstelle, ausgenommen immer das äußerste Vorderende, ausgestoßen wird. Die Textfig. 5 illustriert ein solches mit Sporen prall gefülltes Tier, an welchem man sich das besagte Phänomen leicht vorstellen kann. Die Nahrungsbestandteile liegen im Körperplasma, ein



Textfig. 4.

L. blattarum. Nahrungsaufnahme; nach gefärbtem Präparat. Vergr. etwa 2700.

Textfig. 5.

L. blattarum, vollgefüllt mit Hefesporen als Nahrung; nach dem Leben. Vergr. etwa 2700.

jeder von einer sich wenig abhebenden und darum meist schwer sichtbar zu machenden Nahrungsvacuole umschlossen. Manchmal, wenn es sich um Bakterien handelt, werden dieselben in eine große centrale Nahrungsvacuole aufgenommen (Textfig. 6). — Ähnlich wie bei *L. blattarum*, d. h. ohne Einschränkung auf eine bestimmte Mundstelle, verhält es sich mit der Aufnahme bzw. Ausstoßung fester Nahrung, in diesem Falle Holzpartikelchen, bei den verwandten *Joenia annectens* Grassi und *Trichonympha agilis* Leidy. — Inwiefern der Mangel einer Spezialisation für die Funktion der Nahrungsaufnahme bei *Lophomonas*, wie bei den eben genannten Formen, als Folge ihrer parasitischen Lebensweise aufzufassen oder primär anzuschlagen ist, soll hier dahingestellt bleiben. Senn spricht die Vermutung aus, daß in der Gattung *Multicilia* Cienk., einem typischen Vertreter der Pantostomatineae (einer Unterabteilung in Senns Flagellatensystem, welche Formen umfaßt, die an allen Stellen der Körperoberfläche feste Nahrung aufnehmen können), möglicherweise die Wurzel u. a. auch der Trichonymphiden zu suchen sei (44, S. 112).

Eine contractile Vacuole, wie auch Stein und Bütschli übereinstimmend bemerken, ist bei *Lophomonas* nicht vorhanden.

Textfig. 6.

L. blattarum mit Bakterien in einer großen Nahrungsvacuole: nach gefärbtem Präparat. Vergr. etwa 2700.

In der Tiefe des Körperplasmas in der Längsachse des Tieres zieht von hinten nach vorn mehr oder weniger geradlinig der Achsenstab, der sich am vorderen Körperpol zu einer kelchartigen Bildung (Calix) erweitert, um den Kern aufzunehmen und zugleich an seinem inneren, freien Rand zur Insertion des Flagellenschopfes zu dienen (Taf. VI, Fig. 1*a*, 1*b* u. f.). Zum ersten Male bei unsrer *Lophomonas* wurde der Achsenstab von Bütschli im Jahre 1889 erwähnt und abgebildet (5), nachdem die gleiche Bildung schon vorher von Grassi bei *Joenia* und *Trichomonas* einer Untersuchung unterzogen worden war (16). Im Leben ist es meistens schwer, den Achsenstab direkt zu beobachten, wohl aber wird er nach Zusatz von verdünnter Pikrinsäure deutlich sichtbar; auf Präparaten erlangt man sehr intensive und schwer differenzierbare Färbung durch Eisenhämatoxylin; DELAFIELDS Hämatoxylin färbt den Achsenstab nicht. Am hinteren Körperende ragt der Achsenstab in der Regel ein Stückchen über die Körperbegrenzung hinaus, und dieser Teil des Achsenstabes ist auch im Leben deutlich sichtbar, wohl das von BÜTSCHLI im Jahre 1878 beobachtete Protoplasmafädchen, »das als eine schwanzartige Fortsetzung des Leibesplasmas nachgeschleppt« wird (3, S. 260). Dieses axiale Gebilde, an dem man bei geeigneter Präparation längsfibrilläre Struktur erkennen kann, ist biegsam, aber, wie es auch GRASSI und A. FOÀ für *Joenia* hervorheben (18), wahrscheinlich nicht elastisch. Dem stabartigen Organell, das bereits bei mehreren Flagellatengattungen bekannt ist (*Herpetomonas*, *Trichomonas*, *Trichomastix*, *Octomitus* [= *Hexamitus* = *Dicercomonas*], *Chilomonas* [?], *Joenia*, *Lophomonas*, *Devescovina*) und das mit verschiedenen Namen belegt worden war (bastoncello assile, mestolo, baguette squelettique, baguette interne, Achsenstab, Axostyle, früher unrichtigerweise als Rückenleiste, Kiel, Rippe aufgefaßt), darf unzweifelhaft mit GRASSI die Funktion eines inneren Skelettes zugeschrieben werden, welches namentlich für den Kern und für die Flagellen eine feste Stütze abgibt[1].

Der Kelch ist eine Differenzierung des Achsenstabes selbst; wie sich im einzelnen die fibrilläre Struktur des Achsenstabes zur membranösen Beschaffenheit des Kelches verhält, ist durch Beobachtung schwer zu entscheiden. Im Querschnitt erscheint der Kelch regelmäßig rund (Taf. VI, Fig. 1 *c*). Am vorderen Körperpol endet er mit einem scharf abgestutzten Rand, an den sich ringsherum das Körperplasma in dünner Schicht anschließt (Fig. 1*a*, 1*b* u. f.).

Innerhalb des Kelches ruht der rundliche, aber selten regelmäßig runde, etwa 0,002 mm im Durchmesser zählende Kern eingeschlossen. Seine Gestalt ist offenbar, bis zu einem gewissen Grade, durch die Formverhältnisse des Kelches bedingt. Im Leben, ohne Zusatz von Reagenzien, erscheint er als ein bloßes opakes Bläschen. Bei genauerer Analyse erkennt man, daß der Kern mit einer deutlichen eignen Membran ausgestattet ist. Der Chromatinbestand des Kernes erleidet im vegetativen Zustand recht mannigfache Änderungen. In der Regel führt der Kern sein Chromatin in Form von gröberen und kleineren

---

[1] Die Ansicht von WENYON, daß der Achsenstab von *Trichomonas intestinalis* der Maus zum temporären Festheften des Flagellaten diene (48, S. 185), hebt zum mindesten nicht die Hauptfunktion des Organs hervor und wird übrigens von DOBELL nicht bestätigt (6, 7, S. 225).

Körnchen verteilt (Fig. 1*a*); in einer andern Phase verbacken die Körnchen miteinander zu unregelmäßigen, streifenförmigen Gebilden, bei denen es schwer fällt, zu entscheiden, ob sie jemals zu einem einzigen, kontinuierlichen Faden verschmelzen (Fig. 1*b*). Nicht selten wird beobachtet, daß ein Teil des Chromatins sich zu einer selbständigen, stärker färbbaren Masse verdichtet, welche bald nucleolusartiges Aussehen annimmt (Fig. 2*b* und 2*b*), bald aber als eine gesonderte Partie des Kerninhaltes entgegentritt (Fig. 2*c*, 2*d* und namentlich 2*e*). Über die Bedeutung dieser Vorgänge kann ich nichts aussagen, halte aber für ausgeschlossen, daß hier Kunsterzeugnisse vorliegen sollten. Als Caryosome können die fraglichen Gebilde nicht aufgefaßt werden, weil irgendwelche Beziehungen derselben zur Teilung des Kernes nicht festzustellen waren. Am ehesten darf man dieselben mit dem Stoffwechselumsatz des Kernes in Beziehung setzen.

Am inneren Kelchrand, oberhalb des Kernes ist der typische Geißelschopf befestigt, und zwar beteiligen sich an der Insertion Basalkörner, für eine jede Geißel ein oberes und ein unteres (bzw. distales und proximales) von ungleicher Entwicklung. Schon Stein im Jahre 1860 hatte über die Befestigung der Geißeln bei *Lophomonas* eine treffliche Beobachtung gemacht: »Sie kommen nicht genau aus einem Punkte, sondern stehen in einer sehr engen, fast halbkreisförmigen Linie« (45, S. 50). Bütschli bestätigt im Jahre 1889 diese Angabe: der Wimperbusch »erhebt sich auf einer engen, etwa halbkreisförmigen Zone ... ist also nicht völlig geschlossen« (5, S. 1775). In der Tat sind die Basalkörner in einer kreisförmigen, nicht geschlossenen Linie angeordnet, wie es aus dem Vergleich der Fig. 1*a*, 1*b* und 1*c* ersichtlich ist. Während Bütschli in seiner Fig. 1 *b* (5, Taf. XXVI) die Ansatzstellen der Geißeln auch auf der Scheitelfläche andeutet, glaube ich mit Bestimmtheit mich überzeugt zu haben, daß die Basalkörner nur dem Kelchrand folgen, die centrale Scheitelfläche hingegen frei lassen. — Im Leben wird nur die untere, aus stärkeren Basalkörpern zusammengesetzte Reihe sichtbar, und auch diese nur in günstigen Fällen; alsdann erscheint die Gesamtheit der unteren Basalkörner als ein stark lichtbrechender Streifen, an dem man bei sehr scharfer Einstellung die Zusammensetzung aus dicht beieinander liegenden Körnern wahrnehmen kann. Zum genaueren Studium der Basalkörner eignet sich das lebende Objekt nach Zusatz von verdünnter Pikrinsäure, ferner aber Eisenhämatoxylin- sowie auch Pikrinessigsäure- + Boraxkarminpräparate; mit Delafields Hämatoxylin sind die Basalkörner nichtfärbbar. Die obere Reihe gelingt es nicht immer sichtbar zu machen; sie besteht aus feinsten punktförmigen Gebilden (Fig. 1*a*, 1*b*, 3). Die in einiger Entfernung folgende untere Reihe bauf sich aus annähernd ovalen, mit ihrem längeren Durchmesser in die Längsachse des Tieres angeordneten stark lichtbrechenden Körnern. Infolge der dichten Lage dieser letzteren erscheint die untere Reihe von Basalkörnern auch an gefärbten Präparaten, wo nicht eine ausnehmend günstige Differenzierung erreicht ist, als ein nahezu homogener, namentlich mit Eisenhämatoxylin sich sehr stark färbender Streifen. Ungeachtet der nicht unbedeutenden Entfernung, die zwischen dem oberen und unteren Basalkorn liegt, darf gesagt werden, daß jede Geißel mit Hilfe eines aus ungleichen Teilen sich zusammensetzenden Diplosoma ihre Anheftung findet, wie das die Fig. 3 veranschaulicht. — Den Basalkörnern darf außer der bloßen Funktion des Ansatzes der Geißeln auch diejenige der Direktionscentren für die Geißelbewegung zugeschrieben werden (vgl. auch weiter unten).

Irgendwelche direkten Beziehungen zwischen Basalkörnern und Kern konnten bei *Lophomonas* nicht beobachtet werden[1]. Dagegen scheinen Beziehungen zwischen dem Achsenstab und den Basalkörnern, wenigstens denjenigen der unteren Reihe, zu bestehen, und zwar läßt sich das zu schildernde Verhalten nur wahrnehmen, wenn der Kelch nicht mehr den normalerweise in ihm eingeschlossenen Kern führt — Bedingungen, welche bei den Kernteilungszuständen regelmäßig zutreffen, wie das weiter unten auseinandergesetzt werden wird. In einem solchen Fall beobachtet man vielfach, aber nicht immer, daß ein Bündel von central verlaufenden Fibrillen des Achsenstabes sich geradlinig an dem Kelchrand nach vorn fortsetzt und an der Stelle, wo die unteren Basalkörner in ihrer kreisförmigen Anordnungslinie die Lücke frei lassen, in einer nicht näher analysierbaren Weise endet (Fig. 4*a*, 4*b*, Taf. VI, Fig. 9*h*, Taf. VII). — Wie die Scheitelfläche des Kelches geschlossen und geschützt wird, es liegt ja dicht darunter der Kern, konnte nicht direkt beobachtet werden, es dürfte aber hier mit Bestimmtheit eine abschließende, wenn auch zarte Membran nicht fehlen. Daß am Scheitelfeld keine Mundöffnung liegt, im Gegensatz zu Steins Vermutung, wurde schon oben hervorgehoben.

---

[1] In dem Bestreben die Herkunft der mit der Locomotion in Zusammenhang stehenden Organellen vom Caryosom des Hauptkernes nachzuweisen, bespricht Keysselitz u. a. auch *Calonympha grassii*, *Joenia annectens* und *Devescovina striata* nach den Publikationen von A. Foa bzw. Grassi und Foa; doch sind die diesbezüglichen Ausführungen Keysselitzs reich an Ungenauigkeiten (vgl. 27, S. 346—348).

Durch die eben dargestellte Anordnungsweise der Basalkörner, welche ihrerseits auch die Ausbildung des Flagellenschopfes beeinflußt, wird die auf den ersten Blick zu existieren scheinende gleichmäßige Ausbildung aller Radien im Umkreis der Hauptachse des Tieres gestört, und die bilaterale Symmetrie des Basal- und Flagellarapparates steht weiterhin mit einer solchen der gesamten Körperform im Zusammenhang, was freilich bei unmittelbarer Betrachtung des Tieres kaum zu entnehmen, aber doch indirekt aus gewissen untrüglichen Anzeichen zu erschließen ist, was erst weiter unten ausgeführt werden kann (s. S. 270).

Der reiche Flagellenschopf ist mindestens so lang wie das Tier selbst, vielfach aber, namentlich bei kleineren Exemplaren, übertrifft er die Körperlänge. Wie schon Bütschli es beschrieben, sind die mittleren Flagellen länger als die äußeren, und im speziellen geht aus meinen Beobachtungen hervor, daß die längsten Geißeln in der Nachbarschaft der an der kreisförmigen Insertionslinie vorhandenen Lücke angebracht sind. So erklärt es sich auch, wie manchmal, bei einer gewissen Einstellung, im Flagellenbusch zwei deutliche, durch einen Zwischenraum getrennte Gruppen zu beobachten sind (vgl. Taf. VI, Fig. 1*a*, Taf. VII, Fig. 9*h*), was ich übrigens ebenfalls aus Steins Taf. II, Fig. 2 und 6 entnehmen zu können glaube (46). Die Angabe Bütschlis, daß die längeren mittleren Flagellen in ihrem basalen Teil eine Strecke weit miteinander verklebt wären, kann ich nicht bestätigen; meiner Ansicht nach wird die Verklebung durch dichte Stellung und präzis-gleichsinnigen Schlag der Geißeln vorgetäuscht. Die Zahl der Flagellen schätze ich annähernd auf 50. Jede einzelne Geißel verjüngt sich unbedeutend gegen ihr freies Ende. Der Geißelbusch schlägt als Ganzes in raschen, wogenden Bewegungen; nur bei beginnendem Absterben tritt unkoordiniertes Schlagen einzelner Flagellen bzw. Flagellengruppen auf.

Der den Kern umfassende Kelch ist von außen von einem eigentümlichen zarten Gebilde umgeben, welches als unzweifelhaftes Homologon des von Grassi (15) und später von Grassi und A. Foà (18) beschriebenen Collare sich darstellt. Das Collare — man könnte bildlich zutreffend bei *L. blattarum* von einer Halskrause reden — baut sich in unserm Fall aus einer großen Menge von feinen, dicht aneinander gedrängten, radial angeordneten Stäbchen auf, welche in ihrer Gesamtheit ein aureolenartiges, annähernd sphärisch umgrenztes Organell von zottiger Oberfläche abgeben, in welchem der überwiegende Teil des Kelchs, eben der kernhaltige Teil, keilförmig eingeschlossen bleibt (Taf. VI, Fig. 1*a*, *b*, *c* u. f.). Schon im lebenden Zustand läßt sich das Collare in undeutlichen Umrissen erkennen, und wurde auch bereits von BÜTSCHLI im Jahre 1878 als ein dichteres, dunkleres Plasma, welches den vom Nucleus eingenommenen Raum umhüllt, beschrieben (3, S. 260, auch 5, S. 1776). Die Einzelheiten in der Struktur des Collare können nur, sei es unter Zusatz von verdünnter Pikrinsäure am Leben, sei es auf geeigneten Präparaten studiert werden. Mit den gebräuchlichen Farbstoffen wird das Collare entweder gar nicht (DELAFIELDs Hämatoxylin) oder nur sehr schwach gefärbt, sehr deutlich tritt es hingegen nach Behandlung mit HERMANNscher Lösung hervor (ganz ähnlich verhält sich den Farbstoffen gegenüber nach freundlicher Mitteilung Prof. GRASSIS auch das Collare bei *Joenia annectens*). Im Querschnitt, den man bei günstiger Aufsicht auf das Tier erlangt (Fig. 1 *c*), überzeugt man sich, daß das Collare in regelmäßig runder Gestalt um den Kelch herumgreift, an dessen Wänden es stets angeheftet bleibt. — Es ist wohl überflüssig, zu erwähnen, daß das Collare von *Lophomonas* und *Joenia* mit dem Kragen der Choanoflagellaten nichts Gemeinsames hat.

Über die physiologische Funktion des Collare bzw. bei unsrer *L. blattarum* in freier Übersetzung der Halskrause ist noch nicht möglich, heute ein abschließendes Urteil zu geben. Es könnte die Bedeutung des Collare nach zwei Richtungen hin gesucht werden: 1) als mechanischer Schutz für den zarten Kern, namentlich wenn man bedenkt, wie stark die *L. blattarum* mit festen Nahrungsstoffen überfüllt sein kann (vgl. die Textfig. 3 und 5, S. 250, 251), und dasselbe gilt für *Joenia*, 2) als ein mit der Verdauungsfunktion im Zusammenhang stehendes, drüsenartiges Organell. In seiner Lage zeigt das fragliche Gebilde Beziehungen zum Nucleus und zum Achsenstab bei *L. blattarum* sowohl wie bei *Joenia annectens*, in welch letzterem Fall nach GRASSI und A. FOÀ das Collare den »Mestolo« (= Achsenstab) dicht unterhalb des Kernes vollständig umgreift. Bei beiden Formen besitzt das Collare den charakteristischen Aufbau aus stäbchenförmigen bzw. keulenförmigen Elementen (»bastoncelli« hieß das Collare nach GRASSIS ursprünglicher Bezeichnungsweise), wenn auch die speziellere Anordnung derselben eine verschiedene ist. Von einer andern Beschaffenheit erscheint das Collare bei *Devescovina striata*, welches nach F. FOÀ demjenigen von *Joenia* homolog betrachtet werden kann (13, S. 546, Fig. 3). Es besteht aus einem dünnen, mit Hämalaun färbbaren Faden, der in doppelter Windung den oberen Teil des »bastoncello assile« sowie den unteren Teil des Nucleus umgreift, sodann dem Nucleus entlang nach vorn zieht und an der vorderen Körperspitze endet. Immerhin sind also auch hier Lagebeziehungen zwischen dem Collare einerseits und dem Kern bzw. Achsenstab anderseits zu konstatieren. Bei *L. striata* fehlt ein derartig deutlich gekennzeichnetes Collare, wie in den eben genannten Fällen. Doch erblicke ich bei diesem Flagellaten ein Homologon des Collare in dem besonders gearteten, dichteren Plasma, welches das membranöse, keilförmige, den Kern führende und vorn mit den Basalkörpern abschließende Gebilde erfüllt (vgl. weiter unten S. 301).

Das Collare wie auch der gesamte Kelch mit Kern und Basalkörnern liegt nicht direkt im Körperplasma von *Lophomonas* eingeschlossen, vielmehr aber, wie das aus den Fig. 1 *a*, *b*, *c* u. f. ersichtlich, in einem von transparenter Flüssigkeit erfüllten, mit einer zarten Linie gegen das Plasma abgegrenzten rundlichen Raum. An dem äußersten abgestutzten vorderen Pol greift das Körperplasma in dünner Schicht auf den letztgenannten Raum über und schließt fest, wovon schon oben die Rede war, an den freien Kelchrand an. Der mit transparenter Flüssigkeit erfüllte Raum, welcher im Leben die eingeschlossenen Organellen kaum oder nur undeutlich durchscheinen läßt, sowie der Umstand, daß das Plasma in der unmittelbaren Umgebung des gekennzeichneten Raumes in der Regel keine Nahrungskörper führt, bringen es mit sich, daß der Körper unsrer *Lophomonas* im Leben für gewöhnlich aus einer kleineren homogenen, transparenten Vorderhälfte und einer überwiegenden dichteren, mit Nahrung erfüllten hinteren Hälfte zusammengesetzt erscheint (vgl. z. B. die Textfig. 2, S. 250). In ähnlicher Weise fehlen regelmäßig nach Grassi und A. Foà bei *Joenia annectens* die Nahrungskörper (Holzpartikeln) im Vorderkörper dieses Flagellaten (18, S. 246).

Hier muß noch einer Bildung gedacht werden, die man nur in sehr seltenen Fällen auf Präparaten sichtbar machen kann, und an der ich eine Zeitlang zweifelte, ob es sich überhaupt um ein eignes Organell, oder vielleicht um mit besonderer Regelmäßigkeit angeordnete, durch die Verdauung gleichförmig gemachte Nahrungssubstanz handelt. Wie aus den Fig. 5 *a* und *b* zu entnehmen, erscheint das fragliche Gebilde bei der gewöhnlichen Ansicht des Tieres in Form von einigen wenigen wurstartigen Streifen, die dem Achsenstab in einer ihn senkrecht kreuzenden Richtung an der Stelle, wo er zum Kelch sich zu erweitern beginnt, dicht anliegen, wobei die Streifen von oben nach unten an Ausdehnung abnehmen. Es erscheint mir die Vermutung berechtigt, daß es sich nicht um eine Reihe von Streifen handelt, sondern um ein kontinuierliches spiraliges Gebilde, das den Achsenstab in wenigen Touren umgreift, — leider nur Vermutung, denn die feinkörnige, zarte Substanz der Streifen ist auch bei starken Färbungen (in Fig. 5*a* und *b* sind die Kerne überfärbt) nicht mit erwünschter Deutlichkeit darzustellen. In ihrem überwiegenden Teil wenigstens liegt die Streifenserie bzw. Spirale im Körperplasma, d. h. außerhalb des abgegrenzten, den Kelch und Collare einschließenden Raumes. Das Verhalten des in Rede stehenden Organells bei der Kernteilung bleibt unbekannt, doch geht es höchstwahrscheinlich verloren; nach vollendeter Kernteilung wird es von neuem sichtbar (Taf. VII, Fig. 13*b*). Es kann hier nicht unterlassen werden, auf ein in ähnlicher Lage bei *Joenia annectens* befindliches, durch GRASSI und A. FOÀ bekannt gewordenes und in vorläufiger Publikation als »Zona chromidiale« bezeichnetes Gebilde hinzuweisen (18, S. 246 und Fig. 3 auf S. 244). Es umgreift den »Mestolo«, also den Achsenstab, unweit unterhalb des Collare und in ihm »sono sparsi numerosissimi granuli i quali si colorano come cromatina, ricordando i cromidi« (S. 246). Nach mündlicher Besprechung ist mir bekannt, daß Prof. GRASSI gegenwärtig die genannte Zone nicht als Chromidium auffaßt, vielmehr auf die Ähnlichkeit mit einem Bakterienagglomerat hinweist, im übrigen aber die Frage nach der Natur der granulären Ansammlung offen läßt. — In gewisser Hinsicht, namentlich in Rücksicht auf *L. blattarum*, bietet sich von selbst ein Vergleich mit dem oben erwähnten spiralig gestalteten Collare bei *Devescovina striata* nach A. FOÀ. Doch kann etwas Bestimmtes erst auf Grund erneuter vergleichender Untersuchungen, unter Hinzuziehung verwandter Formen ausgesagt werden, worauf ich bei einer andern Gelegenheit zurückzukommen hoffe. — Inwieweit in die gleiche Kategorie von Organellen die von PROWAZEK bei *Bicosoeca* und bei *Bodo lacertae* beschriebenen Chromidien gehören, muß dahingestellt bleiben. Im ersteren Fall sind es »zwei mehr oder weniger dunkle, wurstartige, innen mit einem Gerüst versehene Körper, die schwimmgürtelartig den Kern umfassen und sich vor ihm selbständig teilen« (37, S. 203). Nach ihrer Lage um den Kern herum erinnern diese Körper stark an das Collare von *L. blattarum*. Im zweiten Fall handelt es sich bei bestimmten kleineren Formen von *Bodo lacertae* um ein Gebilde in der Nähe des Kernes von sehr variabler Gestalt; mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen färbt sich die Substanz des rätselhaften Körpers nach PROWAZEK sehr schlecht, nur mit Eisenhämatoxylin kann man ihn gut zur Darstellung bringen. Der Körper wird als »Chromidium« aufgefaßt. Bei der Kernteilung teilt sich das »Chromidium« selbständig durch eine Durchschnürung. Nach PROWAZEK sollen die mit dem »Chromidium« ausgestatteten Formen eine mit Geschlechtsvorgängen im engsten

Zusammenhang stehende Generation darstellen[1] (40, S. 25). — Wie gesagt, heute ist es noch nicht möglich, zu entscheiden, ob alle die genannten Bildungen von ein und demselben Gesichtspunkt aus zu beurteilen wären. Sicher freilich bleibt, daß in dem fraglichen Organell von *L. blattarum* kein Geschlechtschromidium zu suchen ist, dagegen wird man unwillkürlich an ein mitochondriales Gebilde erinnert.

Die aneinander festgefügten Teile: der Achsenstab mit dem als seine Differenzierung aufzufassenden Kelch, der Kern, die Basalkörner mit Flagellen und das Collare bilden eine in sich geschlossene Einheit, welche in das Körperplasma des Tieres gleichsam hineingesteckt erscheint. Das gleiche gilt für *Joenia annectens*, wo nach dem minutiösen Studium von Grassi und A. Foà in Analogie zum Kelch von *L. blattarum* ein kompliziertes System von Lamellen und Strängen sich vorfindet, welche den »Mestolo« (= Achsenstab) bzw. den Kern mit der Area flagellata zu einem Gefüge verbinden. In diesem Fall, bei *Joenia*, lösen sich sogar die genannten Teile leicht als Ganzes vom Körper des Flagellaten los (18, S. 243), und auf eine ähnliche Erscheinung bei *L. blattarum* komme ich weiter unten in einem andern Zusammenhang zurück. Der einheitliche Apparat unsrer *L. blattarum* verkörpert in sich die Stütz- bzw. Skeletfunktion, den Schutz für den Kern, sowie die Bewegungsfunktion; dem Collare kommt eine nicht mit Bestimmtheit aufgeklärte accessorische Funktion zu. Demgegenüber ist das Körperplasma des Tieres in erster Linie mit rein vegetativen Funktionen betraut, mit derjenigen der Nahrungsaufnahme und Nahrungsbearbeitung.

In zwei Fällen konnte ich bei Beobachtung lebenden Materials feststellen, daß die transparente Flüssigkeit, welche den das Collare und den Kelch einschließenden Raum erfüllt, in rascher Rotationsbewegung begriffen war, wobei die Längsachse des Tieres eben die Achse der Rotationsbewegung bildete. Ich glaube die Erscheinung auf aktive Umdrehungen des gesamten centralen, aus den eben erwähnten Teilen sich zusammensetzenden Apparates zurückführen zu können, wobei der Achsenstab als Rotationsachse diente. Über ein ähnliches Verhalten berichten Grassi und A. Foà bei *Joenia annectens*: »Il mestolo (= Achsenstab), il nucleo, l'apparato nucleo-flagellifero, l'area flagellata e i flagelli possono presentare movimenti di rotazione accompagnati da rotazione di tutto l'animale o indipendenti« (18, S. 246). Dieses Verhalten zeugt von der ungemeinen Plasticität und Beweglichkeit der Teile bei den zwei Vertretern der Lophomonadidae. Bei *Joenia* geht diese Plasticität so weit, daß die Area flagellata mitsamt den Flagellen in das Körperinnere hineingestülpt werden kann (18, S. 246), wozu freilich *L. blattarum* nicht befähigt erscheint.

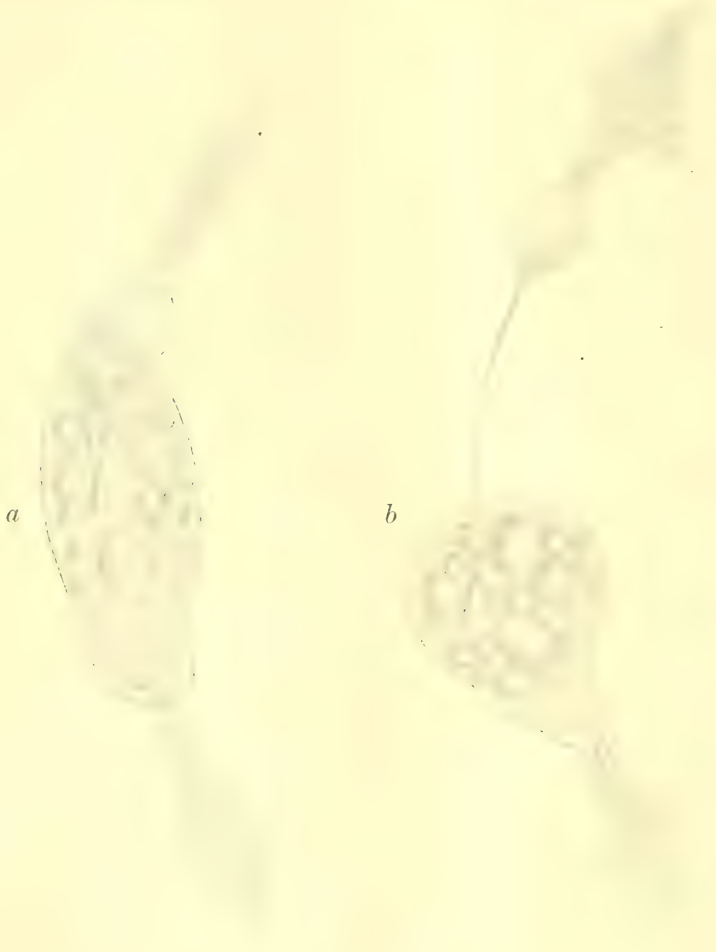
---

[1] Neuerdings soll es sich nach **Hartmann** und **Prowazek** bei dem »Chromidium« von *Bodo lacertae* um einen »echten Kern« handeln, was ich nicht recht verstehe. Vgl. M. Hartmann, Polyenergide Kerne. Biolog. Centralbl. Bd. XXIX. 1909. S. 502.

Daß das Plasma in der dem Flagellaten normalerweise zukommenden beträchtlichen Quantität keine für das Bestehen des Tieres unerläßliche Bedingung ist, beweisen Formen, bei denen das Plasma auf eine relativ sehr geringe Masse reduziert erscheint und bei denen der Achsenstab infolgedessen beinahe in seiner ganzen Länge frei (oder mit einer minimalen Plasmaschicht bekleidet?) herausragt (Taf. VI, Fig. 6). Derartige reduzierte Formen zeigen sich in ihrer Beweglichkeit in keiner Weise durch die verminderte Plasmamenge beeinflußt. Über die Entstehungsweise dieser reduzierten Lophomonaden bieten sich aus der Beobachtung zwei Anhaltspunkte. Erstens wird nicht selten im Leben angetroffen, daß eine *Lophomonas*, wie im Spiel, unter hin und herzerrender Arbeit des Geißelbusches zu einer äußerst weitgehenden Sonderung von Körperplasma einerseits und den oben als eine Einheit bezeichneten Organellen bringt, wie das die Textfig. 7 illustriert. Im nächsten Moment kommt in rascher Bewegung der Organellenkomplex wieder ins Plasma, in seine normale Lage zu liegen. Doch ist es nicht unwahrscheinlich, daß einmal die schwache, noch übrig bleibende Verbindung reißt, und dann schwimmt die reduzierte Form selbständig von dannen. Zweitens wurde ein analoges »Spiel« bei Exemplaren beobachtet, die nach vollendeter Kernteilung mit einem verdoppelten gesamten Nuclear-, Axial- und Flagellarapparat ausgestattet waren (Textfig. 8 *a* u. *b*, S. 262). Auch hier habe ich zwar niemals direkt die Ablösung der reduzierten Form sehen können, doch liegt es nahe, eine solche anzunehmen. Die

Textfig. 7.
L. blattarum, spielartiges Vor- (und wieder Zurück-)strecken des vorderen Körperteils: nach dem Leben. Vergr. etwa 2900.

Bedeutung der reduzierten Exemplare, bei denen die Plasmamasse mitunter noch hinter der in Taf. VI, Fig. 6 abgebildeten Menge stehen kann, bleibt mir unklar. Die, wie gesagt, durchaus normale Beweglichkeit dieser Tiere erlaubt es kaum, dieselben als Degenerationsformen aufzufassen; vielleicht handelt es sich vielmehr um in ihrem wahren Wesen nicht bekannte Reorganisationsstadien, welchen die Fähigkeit zukommt, wieder zu normalen Flagellaten heranzuwachsen.



Textfig. 8.

L. blattarum, zweikerniges Individuum: Vor- und Zurückstrecken des vorderen Körperteils der einen Hälfte (als Vorstufe zur Bildung »reduzierter« Formen?): nach dem Leben. Vergr. etwa 2900.

L. blattarum wird immer mit rastlos schlagendem Flagellenschopf in Bewegung angetroffen, die höchst seltenen, oben erwähnten Fälle abgerechnet, wo das Tier sich vorübergehend mit dem hinteren Körperende festheftet; aber auch dann hört der Flagellenbusch nicht auf zu arbeiten. Die Bewegung ist unruhig infolge von fortwährend wechselnder Bewegungsrichtung, gleichsam suchend und tastend. Während der Teilung wird die Bewegung noch unruhiger, weil an einem Plasmakörper mehrere Flagellenschöpfe nach verschiedenen Seiten hin- und herzerren. Erst mit der Encystierung erreicht das Tier vollständige Ruhe. Der äußerst gefräßige Flagellat ist befähigt unter veränderten Bedingungen ziemliche Resistenz an den Tag zu legen; viermal 24 Stunden leben die Tiere gut in mit physiologischer Kochsalzlösung verdünntem Enddarminhalt der Schabe unter Deckglas in der feuchten Kammer, wobei die Mehrzahl lebhaft beweglich bleibt und Teilungszustände aufweist, nur wenige encystieren sich. Agarkulturen gelingen jedoch mit freien Tieren ebensowenig wie mit den Cysten.

B. Kernteilung.

a. Bei einkernigen Formen.

Die Kernteilung ist mit einer eigentümlichen Kernwanderung verknüpft, wodurch die Kerndurchschnürung mit einer Regelmäßigkeit, von der ich keine Ausnahme kenne, an einer andern Stelle des Flagellatenkörpers zustande kommt, als wo der Kern im gewöhnlichen Zustand des Tieres seinen festgefügten Platz findet. Dieser Umstand hatte nicht wenig dazu beigetragen, die Auffindung der an und für sich nicht sehr oft zu begegnenden Kernteilungsvorgänge bedeutend zu erschweren.

Der erste deutlich wahrnehmbare Schritt, welcher die Kernteilung ankündigt, besteht in einer Auflockerung des Kelches, der den Kern im Ruhezustande umschließt, sowie vor allem in der Anlage der Teilungsspindel, Vorgänge, welche durch die Fig. 7 *a*, *b* und *c* (Taf. VI) illustriert werden. Der Kern liegt nicht mehr den Wänden des Kelches dicht an, er nimmt, wie es scheint, eine beliebige Lage in dem weiter gewordenen Kelchraum ein. Die Spindelanlage tritt zum Vorschein in Form eines mit Eisenhämatoxylin deutlich darstellbaren Stäbchens, das der Kernmembran dicht anliegt und an dessen Enden bei günstiger Differenzierung die kleinen änglichen Centriolen zu erkennen sind. Da die Spindel dem wesentlichen, eigentlichen Teil der Metazoenspindel entspricht, so kann sie auch hier als Centralspindel bezeichnet werden. Stäbchenförmig ist die Spindelanlage nur in ihrer Gesamterscheinung, daß sie eigentlich aus feinsten Längsfasern sich aufbaut, dürfte als

Rückschluß aus späteren, leichter zu beobachtenden Stadien nicht zu bezweifeln sein. In dem erwähnten und abgebildeten Stadium ist die Spindelanlage mit Bestimmtheit extranucleär. Jüngere Stadien kamen mir nicht zur Beobachtung, immerhin kann ich aus dem Studium von Kernen im Ruhezustand folgern, daß für etwaige Annahme einer ursprünglich intranucleären Anlage der Spindel kein Grund vorliegt. Beziehungen zwischen Spindelanlage und Basalkörnern wurden nicht beobachtet. — In dem Chromatinbestand des Kernes treten noch keine Änderungen auf, welche augenfällig eine Vorbereitung zur Teilung verraten ließen.

Die zweite Phase ist dadurch charakterisiert, daß der seine Kernmembran stets bewahrende Kern mitsamt der ihm dicht anliegenden Spindel durch einen Riß im Kelchbehälter sowie im Collare den transparenten Raum durchschreitet und in das umliegende Körperplasma zu liegen kommt, von wo er seine wohl mit Bestimmtheit passive Wanderung nach dem entgegengesetzten, also hinteren Körperpol antritt (Fig. 8*a*—*d*). Die Einzelheiten über den Austritt des Kernes aus dem ihn im Ruhezustand fest umschließenden Apparat entziehen sich der Beobachtung; doch bleibt nicht selten eine Art Narbe in der Kelchmembran zu sehen (vgl. z. B. Taf. VII, Fig. 9*c*). Jetzt eben, nach der Auswanderung des Kernes, läßt sich mitunter die Fortsetzung einiger central gelegener Fasern des Achsenstabs an der Kelchwand bis zu den Basalkörnern verfolgen, wie das schon oben erwähnt wurde. In dem transparenten Inhalt des freigewordenen Kelches werden oft winzige Körnchen sichtbar, höchstwahrscheinlich Tüpfelungen der Kelchmembran, vielleicht in Beziehung zur Insertion des Collare am Kelch (vgl. die Fig. 4*a*, *b*, 8*a*, *d*, 9*a* usw.). Der Kern scheint in seiner Wanderung dem seitlichen Rand des Tieres in oberflächlicher Lage zu folgen. Die stäbchenförmige Spindel wächst in die Länge, auch der an Größe zunehmende Kern streckt sich in derselben Richtung, so daß er länglich-ovale Gestalt annimmt. Die Spindel erscheint zumeist schwach gekrümmt, so daß sie anscheinend der Oberfläche der Kernmembran dicht angeschmiegt liegt. Außer den schon früher erwähnten Centriolen tritt an jedem Spindelpol die Anlage von Basalkörnern als ein kleines, sich schwach färbendes, gestrecktes oder rundliches Gebilde auf (Fig. 8*c*, *d*). Ob in der allerersten Anlage der Basalkörner direkte Beziehungen zum Centriol bestehen, kann ich aus meinen Beobachtungen nicht entnehmen; es ist das eine bei unserm Flagellaten nicht leicht zu untersuchende Frage. Es kann nur die Tatsache hervorgehoben werden, daß die Basalkörneranlage (ob für beide Reihen der

Basalkörner zusammen?) im Körperplasma an den Spindelpolen in unmittelbarer Nachbarschaft der Centriolen zum Vorschein kommt. Die oberflächliche Lage des Kernes auf seiner Wanderung wird namentlich auf Fig. 8*d* deutlich sichtbar, und in einem solchen Fall kann man sich überzeugen, daß in Beziehung mit der Basalkörperanlage auf der Oberfläche des Tieres zwei winzige, bartstoppelartige Flagellenschöpfchen auftreten. Ob die kleinen Flagellen von Anfang an mit der Basalkörperanlage in direktem Zusammenhang stehen, kann nicht sicher entschieden werden, ist aber wenig wahrscheinlich; hatte doch übrigens GURWITSCH das unabhängige und ungleichzeitige Auftreten von Flimmern und zugehörigen Basalkörperchen bei Flimmerepithelien, festgestellt. Infolge ihrer Kleinheit sind die Flagellen nur dann sichtbare wenn der immer oberflächlich befindliche Kern eine derartig günstige Lage einnimmt, daß die Flagellen im Präparat in Profilstellung übür den Rand des Tieres herausragend zu liegen kommen, was auch für spätere Stadien gilt. Mit Bestimmtheit dürfen eben darum die Flagellenanlagen in den Fig. 8*c*, 9*a*, *b* usw. nicht fehlen. Der Kern mit seiner stäbchenförmigen Spindel, mit Centriolen, Basalkörneranlagen und kleinen Flagellenschöpfen bildet ein einheitliches Ganzes, das seine Lage in den oberflächlichen Schichten des Protoplasmas verändern kann, was namentlich in einer Richtung geschieht, nämlich in der Fortsetzung des mit Austritt aus dem Kelch eingeschlagenen Kurses; denn mit der Stellung, wie sie der Kern in Fig. 8*c* und *d* einnimmt, ist dessen Wanderung noch nicht abgeschlossen. — Die winzigen Anlagen der neuen Flagellenschöpfe, vielleicht in ihrer etwas weiter fortgeschrittenen Entwicklung, wurden bereits von BÜTSCHLI im Jahre 1878 am lebenden Objekt beobachtet. Denn sicher auf diese Bildungen muß folgender Passus aus BÜTSCHLIS Beschreibung bezogen werden: »Einmal beobachtete ich auch eine ziemliche Anzahl Individuen, deren Hinterende mit kleineren Wimpern besetzt war; ob diese Formen mit den soeben erwähnten eventuellen Teilungszuständen in Zusammenhang stehen, ließ sich nicht entscheiden« (3, S. 261). — Was die chromatischen Teile des Kernes anbetrifft, so werden auf dessen Wanderung außerhalb des Kelches große kornförmige Chromosomen ausgebildet, und zwar in einer Anzahl, welche diejenige von zehn sicher bertrifft und vielleicht diejenige von 16 erreicht. In dieser Beziehung ist es von Interesse, der weiteren Darstellung vorausgreifend, zu erwähnen, daß während der Encystierung die Zahl der großen kornförmigen Chromosomen mit Bestimmtheit als acht festgestellt werden kann. Demnach würde in dem zur Teilung sich anschickenden Kern eine doppelte Anzahl von Chromosomen vorliegen. Im übrigen scheinen die Vorgänge am chromatischen Bestand des Kernes nicht immer genau den gleichen Schritt mit den aufeinander folgenden Stadien der Kernwanderung zu halten. So läßt sich z. B. im Kern von Fig. 8*b* bereits eine Sonderung in zwei Gruppen von Chromosomen erblicken, wobei auf der einen Seite des Kernes diese letzteren schon zu stäbchenförmigen, gegen den Spindelpol bzw. das Centriol konvergierenden Gebilden zusammentreten, eine Erscheinung, die in der Regel erst das Stadium der eigentlichen Kerndurchschnürung charakterisiert. Der Kern in Fig. 8*b* ist somit in bezug auf das Verhalten seiner Chromosomen weiter fortgeschritten als die Kerne in Fig. 9*a* und *b*, welche bereits den Endpunkt ihrer Wanderung erreicht haben. — Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß der Kern passiv die Strecke vom vorderen Pol des Tieres unterhalb der Körperoberfläche nach dem hinteren Pol zurücklegt, und daß es eben das Körperplasma ist, welches in diesem Fall seinen Kern dirigiert und ihn auf einem bestimmten Wege nach einem genau bestimmten Ort entsendet.

In der dritten Phase nimmt der Kern die definitive, für die Teilung berechnete Lage ein, und diese ist am hinteren Pol des Tieres, dicht unterhalb der Körperoberfläche, in einer Anordnung, daß die längere Achse des gestreckten Kernes und damit auch die stabförmige Centralspindel den Achsenstab des Flagellaten mehr oder weniger genau senkrecht kreuzen (Taf. VI, Fig. 9*a*, *b*, Taf. VII, Fig. 9*c*—*k*). Wenn man bedenkt, daß die Tiere bei der Konservierung als Ausstrichpräparat auf dem Deckglas unvermeidlicherweise eine geringfügige Deformierung erleiden und daß namentlich die im Plasma eingeschlossenen größeren Bestandteile einer gewissen Verschiebung und Vermengung wohl sicher mit Leichtigkeit unterzogen werden, so weist die trotz alledem in durchaus nicht seltenen Fällen fast mathematisch genau zutreffende senkrechte Einstellung der Spindel dem Achsenstab gegenüber ohne Zweifel auf eine sehr fest eingeprägte Abhängigkeit zwischen der Teilungsrichtung des Kernes und den Achsenverhältnissen des Flagellaten hin. Und dieses Abhängigkeitsverhältnis gewinnt an Interesse, wenn man berücksichtigt, daß der Achsenstab, wie das heute für eine Anzahl von Flagellaten bekannt ist und was auch für unsre *Lophomonas* im Lauf der Darstellung sich ergeben wird, in seiner Grundlage nichts andres darstellt, als den persistierenden Rest der Centralspindel, welche für die unmittelbar vorhergehende Kernteilung gedient hatte. — Die Lage des sich teilenden Kernes am hinteren Körperende erschwert bedeutend das Studium der Kernteilung, denn, wie es schon früher besprochen wurde, gerade dieser Körperteil ist es, der reich mit voluminösen Nahrungsbestandteilen gefüllt erscheint, und das Tier schränkt seine Gefräßigkeit auch während des Kernteilungszustandes nicht ein. Die Textfig. 5 (S. 251) ist geeignet, zu veranschaulichen, wie wenig in die Augen springend der Kernteilungsvorgang unter solchen Umständen ist, namentlich wenn man bedenkt, daß die Sporen, welche die Hauptnahrung von *Lophomonas* bilden, sich mit Eisenhämatoxylin äußerst stark mitfärben (was übrigens auf den Tafelfiguren, um die Klarheit der Bilder nicht zu stören, nicht zur Darstellung gelangte). — Die Kernmembran bleibt jetzt wie auf allen folgenden Stadien stets erhalten. Der Kern nimmt an Umfang nicht unbedeutend zu. Die stabförmige Spindel, wohl immer in schwacher Krümmung, begleitet den Kern von Pol zu Pol. Nur selten gelingt es, durch den richtigen Grad der Differenzierung die Centriolen neben den in die Größe wachsenden Basalkörperanlagen zu beobachten (vgl. Fig. 9*f*), trotzdem aber dürften die Centriolen niemals fehlen. In wenigen Fällen konnte eine hantelförmige Durchschnürung der Basalkörperanlage gesehen werden (Fig. 9*d*, *k*); vermutlich steht dieser Vorgang mit der Bildung der zweiten Basalkörperreihe im Zusammenhang, und eine solche könnte in dem doppelten Streifen auf der Fig. 9*i* erblickt werden. Die kleinen Flagellenschöpfe sind sehr schwer zu sehen; wie früher erwähnt, kann man sie nur in Profilansicht wahrnehmen (Fig. 9*i*); daß sie aber überall auf dem in Rede stehenden Stadium schon vorhanden sind, dürfte nach dem Vorstehenden (Taf. VI, Fig. 8*d*) keinem Zweifel unterliegen. Der Kern tritt zunächst in ein Stadium ein, das bis zu einem gewissen Grade mit demjenigen der Äquatorialplatte sich vergleichen ließe: in dem spindelförmig gestalteten Kern sammeln sich central in dichter Gruppierung die kornförmigen Chromosomen, eingeschlossen in eine rund umschriebene besondere Differenzierung des Nucleoplasmas (Taf. VI, Fig. 9*a*, *b*). Später zerstreuen sich die Chromosomen im ganzen Kernraum — die wechselnde Größe derselben dürfte zum Teil auf den Einfluß der Behandlung zurückzuführen sein — und werden schließlich in von Pol zu Pol ziehenden Reihen angeordnet, welche in ihrer Gesamtheit eine spindelförmige Figur darstellen (doch ist, wohlverstanden, eine achromatische Spindel im Kern nicht sichtbar) (vgl. namentlich die Fig. 9*h* und *k*). Es scheinen vier bis fünf solcher Reihen vorhanden zu sein. Leider ist es mir nicht möglich, auf die Zahlenverhältnisse der Chromosomen genau einzugehen, weil man meistens nicht die volle Anzahl zu Gesicht bekommt; doch übertrifft bestimmt auch jetzt die Zahl von Chromosomen diejenige von zehn (vgl. Fig. 9 *k*) und nähert sich vielleicht derjenigen von 16.

Alsdann erfolgt, als vierte Phase der Kernteilung, unter Streckung der Spindel und des Kernes eine biskuitförmige Durchschnürung dieses letzteren unter Trennung der Chromosomenreihen in zwei Hälften (Fig. 10 *a*, *b*, *c*). Während der Kerndurchschnürung treten die in Reihen angeordneten kornförmigen Chromosomen in einer jeden Reihe dichter zusammen, bis sie miteinander anscheinend verschmelzen, auf welchem Wege streifen- bis keulenförmige chromatische Körper entstehen, welche in unverkennbarer Weise gegen die außerhalb des Kernes gelegenen Centriolen bzw. Spindelpole konvergieren (die Centriolen sind in Fig. 10 *b* und *d* sichtbar). Außerdem werden im mittleren Teil des Kernes feine Körnchen von unbekannter Natur beobachtet (Fig. 10 *a*, *b*). Nach der Durchschnürung bleiben die beiden Kernhälften, während sie sich voneinander entfernen, durch einen langen, feinsten, von der Kernmembran gebildeten Faden verbunden (Fig. 10 *d*), der aber vielfach frühzeitig reißt oder schwer wahrnehmbar ist; ein solches Sichausziehen der Kernmembran wurde übrigens nicht selten bei Flagellaten und Amöben beobachtet. Die stabförmige Centralspindel wächst in dem Maße, wie sich die Tochterkerne nach den Seiten entfernen, in die Länge und wird dabei dünner. Die Kerne behalten bei ihrer Wanderung stets oberflächliche Lage bei. In ihrer Nähe, sowie in der Nähe der Centriolen und Spindelpole, direkt unterhalb der Körperoberfläche, liegen die nunmehr vergrößerten, in Form von Streifen erscheinenden Basalkörneranlagen; die massive Streifenform ist zwar wohl sicher der außerordentlich dichten Anordnung der einzelnen Basalkörner zuzuschreiben. In Zusammenhang mit diesen Anlagen stehen die winzigen Flagellenschöpfe, die allmählich gegen früher an Größe und Umfang zunehmen (Fig. 10 *b*, *d*).

Mit der fortschreitenden Entwicklung erleidet der Chromatinbestand der Tochterkerne folgende Veränderungen. Schon frühzeitig, ja kaum während der Kerndurchschnürung gebildet, beginnen die erwähnten chromatischen konvergierenden Streifen im Kern wieder in Körner zu zerfallen, welche zunächst die reihenweise Anordnung, dem Verlauf der Streifen entsprechend, beibehalten (Fig. 11 *b*—*f*). Dabei ist hervorzuheben, daß in diesem Vorgang stets der eine der Tochterkerne dem andern vorauseilt, daß der Vorgang sich somit in den beiden Kernhälften heterochron abspielt. Dieser Heterochronie wäre keine Bedeutung zuzumessen, wenn sie sich nicht mit auffallender

Regelmäßigkeit wiederholt hätte. Angedeutet ist diese Erscheinung schon in den Fig. 10*a* und *b*, deutlich tritt sie sodann in den Fig. 11 (*b*—*f*) entgegen. Ursprünglich dachte ich, daß man die zwei Kerne in zwei verschiedenen Lagen zu sehen bekommen hätte, und daß eben nur darauf das verschiedene Bild zurückzuführen sein wäre. Mit Bestimmtheit verhält sich aber die Sache so, daß der eine Kern in der Auflösung der chromatischen Streifen dem andern vorauseilt. Die durch den Auflösungsvorgang gebildeten chromatischen Körner verlieren in der Folge jede regelmäßige Anordnung, ihre Zahl ist sicher mehr als zwölf. Dieser letztere Umstand macht es sehr fraglich, ob man die Körner als echte Chromosomen auffassen darf, in Anbetracht der Tatsache, daß während der Vorbereitung zur Encystierung die Zahl der Chromosomen mit Bestimmtheit als acht erkannt wird (vgl. weiter unten). Leider kann diese Frage hier angesichts der Seltenheit der Teilungszustände nicht vertieft werden. — Die beschriebenen wie auch die unmittelbar noch folgenden Vorgänge können einer fünften und letzten Phase in der Kernteilung zugerechnet werden.

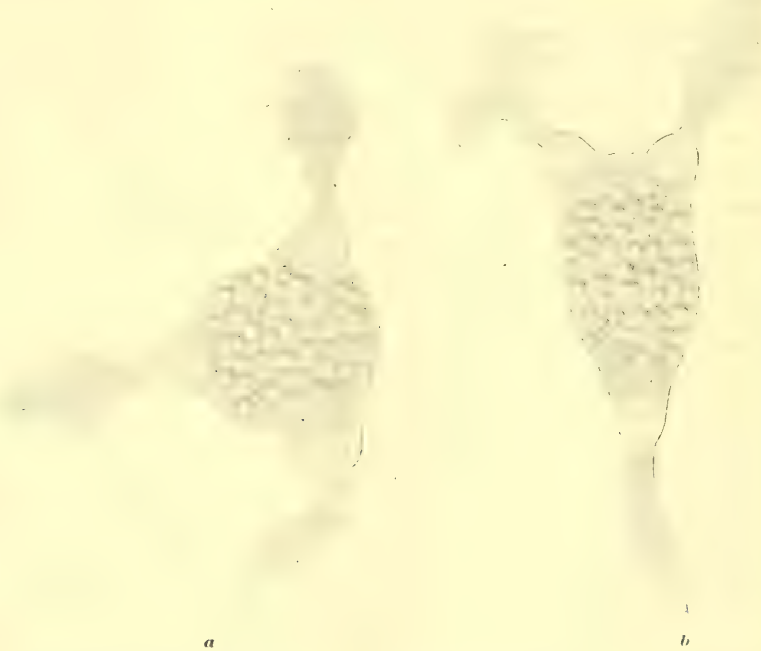
Allmählich nehmen die Kerne den Charakter an, welcher dem Ruhekern von *L. blattarum* eigen ist. Die Basalkörperreihe erreicht jetzt beinahe die definitive Entwicklung, und es läßt sich neben der stärkeren unteren Reihe auch die feine obere Reihe beobachten (Fig. 12*a*). Desgleichen zeigen die neuen Flagellenschöpfe recht ansehnliche Größe. Schon frühzeitig beginnen die Kerne mit dem zugehörigen Basalapparat und Flagellen die ursprünglich symmetrische Lage in bezug auf den Achsenstab zu verlassen und in den oberflächlichen Schichten des Protoplasmas hin- und herzugleiten, — dieselbe Befähigung zur Ortsveränderung, welche den wandernden, bereits mit primitivem Basalapparat und winzigen Flagellen ausgestatteten Kern der zweiten Phase charakterisiert (vgl. Taf. VI, Fig. 8*d*). Zunächst geschehen diese Gleitbewegungen der Tochterkerne innerhalb der Grenzen, welche die persistierende, zwischen den Kernen sich ausspannende Spindel erlaubt. Später, wenn diese letztere bedeutend in die Länge gedehnt wird, erscheinen die Kerne mitsamt ihrem Basalapparat und Flagellen freier im beliebigen Vertauschen des eingenommenen Platzes, wobei die Spindel mannigfache Krümmungen erleiden muß, vielfach z. B. eine **U**-förmige Schlinge bildend (Fig. 12*a*, *b*; der mittlere Teil der Schlinge war sehr widerstandsfähig gegen Färbung, er dürfte aber bestimmt nicht fehlen; überhaupt wird die Spindel jetzt weniger gut färbbar). Auf diesen Stadien werden die Beziehungen zwischen den polaren Teilen der stabförmigen Centralspindel einerseits und den Basalkörnern bzw.

Kern anderseits besonders innige, und das im Zusammenhang mit der Ausbildung erstens des Kelches, der den Kern allseitig umfaßt und zur festen Insertion der Basalkörner dient, sowie zweitens des als Fortsetzung des Kelches nach innen erscheinenden Achsenstabes, der in seiner Grundlage nichts andres ist als die persistierende Centralspindel. Ursprünglich berührt die stabförmige Spindel den Kern nur tangential und begibt sich direkt zu dem einen Rand der Basalkörperreihe (Fig. 12*a*; vgl. auch Taf. VIII, Fig. 16), so daß dem späteren Befund gegenüber (Fig. 13*b*) eine gewisse Asymmetrie vorliegt. Ob das Centriol auf diesem Stadium noch erhalten ist und wie es sich verhält, konnte nicht beobachtet werden, und es dürfte das eine sehr schwierige Aufgabe sein. Gewiß ist der polare Teil der Spindel sozusagen das Fundament bei der Formung des Kelches, dessen membranöse Teile zwar sicher vom Plasma in der Umgebung des Kernes geliefert sein dürften. Wohl ohne Zweifel sind die früher erwähnten Fibrillen, die von der centralen Schicht des Achsenstabes an der Kelchwand bis zu den Basalkörpern ziehen (vgl. Taf. VI, Fig. 4*a*, *b*, Taf. VII, Fig. 9*h*), eben auf den polaren Teil der Spindel zurückzuführen. Die Einzelheiten bei diesen Vorgängen entziehen sich der Beobachtung. Es ist eigentümlich, daß auf späteren Stadien niemals die tangentiale Einstellung des Achsenstabes auf den Kern angetroffen wird. Ich erkläre mir diese Erscheinung auf folgende Weise. Der Grundplan des Kelches und des Basalkörperapparates ist kein streng radiär symmetrischer, sondern ein bilateral symmetrischer: in dem Kreis der Basalkörper ist die bilaterale Symmetrie durch die früher erwähnte Lücke[1] (Taf. VI, Fig. 1*a*, *c*, 4*b*), im Kelch durch den wandständigen Verlauf der Achsenfadenfibrillen gegeben (Taf. VI, Fig. 4*a*, *b*; Taf. VII, Fig. 9*h*). Offenbar nun drückt sich diese Bilateralität von Kelch und Basalapparat, wenn auch in sehr schwachem Grade, zugleich im Plasmakörper des Tieres aus, derart, daß die Tiere regelmäßig so zu liegen kommen, daß die Achsenstabfibrillen symmetrisch in bezug auf den Kelch angeordnet erscheinen, wie in Fig. 4*a*, *b* und 9*h*. Könnten wir diese Figuren um 90° gedreht (den Achsenstab als Rotationsachse gedacht) betrachten, so würden wir ein Bild ähnlich wie in Fig. 12*a* vor uns haben. Auf diesem letzteren jungen Stadium (vgl. auch Taf. VIII, Fig. 16) sind eben offenbar die Anordnungsverhältnisse des deutlich bilateral sich anlegenden Apparates noch nicht die definitiven. — Zu dieser Zeit treten um den soeben gebildeten Kelch herum die Anlagen des Collare als Neubildung auf (Fig. 12*b*, 13*a*), doch ist mir etwas Näheres über die Entstehungsweise dieses Organells nicht bekannt.

---

[1] Höchstwahrscheinlich spricht sich auch in der Anordnung der kürzeren und längeren Flagellen im Flagellenschopf die bilaterale Symmetrie aus (vgl. oben).

Bevor die Schilderung der fünften Phase der Kernteilung zum Abschluß gebracht wird, ist es zweckmäßig, auf das Schicksal des alten, ihres Kernes entledigten Kelches, ferner des Flagellenschopfes und des Achsenstabes des Muttertieres kurz einzugehen. Der Austritt des Kernes aus dem ihn im Ruhezustand einschließenden Kelch übt zunächst keinen schädigenden Einfluß auf die genannten Teile des Flagellatenkörpers aus. Namentlich ist es der mächtige Flagellenschopf, welcher so munter wie jemals zuvor fortwährend schlägt und die Bewegungsrichtung des Tieres bestimmt. Schwerlich ist somit in diesem Fall ein unmittelbar dirigierender Einfluß des Kernes auf die Ortsbewegung anzuerkennen, den Basalkörpern hingegen muß ein bedeutender Grad von Autonomie zugeschrieben werden. Die unermüdliche Kraft des alten Flagellenschopfes tritt recht deutlich zutage, wenn die zwei neuen Flagellenbüsche einen derartigen Grad von Entwicklung erreicht haben, daß sie dem alten nicht oder nur wenig nachstehen (z. B. Fig. 13*a*). Alsdann scheint jeder der drei starken Flagellenschöpfe gleichsam auf eigne Hand wirken zu wollen, wodurch das Tier unter mannigfaltigsten Formveränderungen hin- und hergezerrt wird und das Einschlagen einer bestimmten Richtung, auch nur während einer kurzen Zeitdauer, als Unmöglichkeit erscheint. Die Textfig. 9*a* und *b* stellen ein solches dem Stadium Taf. VII, Fig. 13*a* entsprechendes Tier nach dem Leben in zwei aufeinander folgenden Momenten dar; mit Bestimmtheit dürfte, der Fig. 13*a* entsprechend, unterhalb eines der drei Flagellenschöpfe ein Kern fehlen (dasselbe bezieht sich auf Bütschlis Fig. 1*c*, Taf. LXXVI, 5), wo irrtümlicherweise drei Kerne eingezeichnet sind, dagegen fehlt hier ein Collare, sicher nach richtiger Beobachtung, indem wohl der alte Kelch schon in beginnender Degeneration begriffen war). Ein derartiges, mit drei Geißelschöpfen versehenes Tier kann auch regelmäßige Kugelform annehmen (Fig. 13*a*); doch im nächsten Augenblick strecken sich die den Geißelbusch und Kelch tragenden hyalinen Teile in tastender Arbeit vor (Textfig. 9*a*), dann wiederum verändern sie ihre Lage an der Peripherie des Tieres in raschen Gleitbewegungen; plötzlich streckt sich das Tier unförmlich in die Länge (Textfig. 9*b*), und der eine Geißelbusch sucht etwa in Ritzen und Löcher, die die mannigfachen Inhaltsbestandteile des Enddarmes der Küchenschabe zwischen sich lassen, einzudringen — kurz, ein äußerst lebhaftes und unterhaltendes, keinen Augenblick still stehendes Spiel, welches die gleichwertige Kraft des alten und der zwei neuen Flagellenschöpfe beweist und außerdem die hochgradige Metabolie des Tieres vor die Augen führt. — Von den alten Organellen des Muttertieres verrät zunächst das Collare einige Zeichen der beginnenden Degeneration, wenn es auch in der Regel bis in die letzten Stadien der Kernteilung am alten Kelch erhalten bleibt. Schließlich werden der alte Achsenstab, Kelch und Flagellenschopf hinfällig und gehen dem Untergang entgegen (Fig. 13*b*). Ob diese Teile als Ganzes ausgestoßen oder im Plasma resorbiert werden, kann nicht bestimmt entschieden werden, die erstere Möglichkeit erscheint aber wahrscheinlich, indem in wenigen Fällen alte, vollständig über den Körperrand hinausragende Kelche an zweikernigen Formen beobachtet worden sind.



Textfig. 9.

L. blattarum, zweikerniges Individuum mit dem einen alten und zwei neuen Flagellenschöpfen: im alten Kelch fehlt der Kern, was am Leben kaum zu merken ist: starke Gestaltsveränderungen des Tieres. Vergr. etwa 1800.

Die letzten Schritte der fünften Phase beziehen sich in erster Linie auf das Selbständigwerden der zwei Achsenstäbe, welche der bis in die späten Stadien kontinuierlich zwischen den Kernen sich ausziehenden Spindel ihre Grundlage verdanken (Fig. 13*a*). Höchstwahrscheinlich erfolgt diese Ausbildung getrennter Achsenstäbe durch eine Art Abknickung der Schenkel der vielfach U-förmig gestalteten Spindel (Fig. 12*b*). Manchmal legen sich die zwei Achsenstäbe in einer Richtung derart eng aneinander, daß sie den Gedanken an eine Längsspaltung als Ursprung der neuen Achsenstäbe hervorrufen (Fig. 13*b*), was aber doch nicht zutrifft. Die früher erwähnte, wahrscheinlich spiralartige Bildung, welche den Achsenstab unterhalb des Kernes umgreift, gelingt es in seltenen Fällen in der Neuanlage zu beobachten (Fig. 13*b*). Mit nicht näher analysierbarer Erstarkung der getrennten Achsenstäbe, mit Größenzunahme der Flagellenschöpfe, mit dem Wachstum der Halskrausen (Collare) und Ausbildung, um diese letzteren herum, der mit transparenter Flüssigkeit erfüllten Räume wird endgültig die Verdoppelung des gesamten Kern-, Axial- und Flagellarapparates in einheitlich verbleibendem Plasma erreicht (Fig. 14). Bei dieser Verdoppelung stammen nur die Kerne durch Teilung vom ursprünglichen Mutterkern ab, alle übrigen Komponenten des doppelten Apparates sind hingegen Neubildungen, und die entsprechenden alten Teile, nachdem sie dem im Kernteilungszustand befindlichen Tier bis zuletzt gedient haben, gehen schließlich zugrunde.

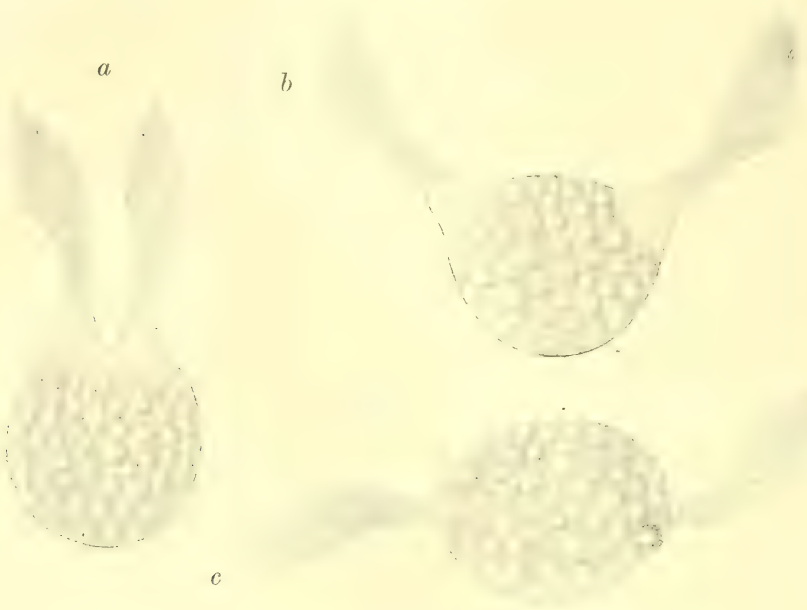
Wieviel Zeit die gesamte Kernteilung beansprucht, kann ich leider nicht angeben.

Die zweikernigen Formen sind äußerst lebhafte Tierchen, durch deren bewegliches Spiel das Auge des Beobachters lange gefesselt werden kann. Die Körperpartien, welche den Kern mit den zugehörigen Nebenorganellen beherbergen, sowie die Flagellenschöpfe sind befähigt, über dem übrigen Körperplasma in oberflächlicher Schicht mit großer Geschwindigkeit hin- und herzugleiten, so daß sie bald nahe aneinander liegen, bald nach den entgegengesetzten Polen sich entfernen (vgl. Textfig. 10*a*, *b*, *c*, S. 274)[1].

Eine regelmäßige Durchschnürung des Plasmakörpers in zwei gleiche Hälften, nachdem die Kernteilung vollendet, habe ich weder im Leben noch an konservierten Präparaten je beobachten können. Trotzdem dürfte dieser so nahe liegende Vorgang hier nicht ausbleiben, wie es denn z. B. bei der verwandten *L. striata* leicht anzutreffen ist. Auf der andern Seite aber muß hervorgehoben werden, daß diese beim Anblick von Formen, wie der in Fig. 14 abgebildeten, beinahe selbstverständlich erscheinende Zweiteilung des Flagellaten, in vielen Fällen wenigstens, mit Bestimmtheit nicht stattfindet und einer weiteren Vermehrung der zwei Kerne Platz macht; worüber weiter unten berichtet wird. Auf die Möglichkeit, daß aus zweikernigen Exemplaren eine »reduzierte« und eine normale Form als Tochtertiere hervorgehen, wurde schon oben hingewiesen (S. 261).

---

[1] Dieses Verhalten erinnert an das von PLENGE bei Mycetozoenschwärmern beobachtete Herumwandern der Geißel mit ihrer Abgangsstelle (dem »birnförmigen hellen Raum mit dem eingeschlossenen Kernkörper«) um den ganzen Zellrand (35, S. 5).



Textfig. 10.

L. blattarum, zweikerniges Individuum: das Herumgleiten der Flagellenschöpfe (mit den zugehörigen Kernen) an der Oberfläche des Tieres: nach dem Leben. Vergr. etwa 1800.

b. Vergleichendes über die Kernteilung.

Es mag jetzt der im vorigen dargestellte Kernteilungsvorgang bei *L. blattarum* mit Kernteilung bei andern Flagellaten, soweit dieselbe näher bekannt ist, verglichen werden.

Auf den überall reproduzierten, durch Blochmann und Keuten bekannt gewordenen Kernteilungstypus bei *Euglena* unter Beteiligung eines Nucleolocentrosoma, braucht nur hingewiesen zu werden; diesem Typus schließt sich auch *Oxyrrhis marina* nach Schaudinn und Keysselitz (mit dem Caryosom als Teilungsorganell) an. Bei *Polytoma* wird nach Blochmann und Prowazek eine intranucleäre Spindel mit etwa acht Chromosomen ausgebildet; das Verhalten des Entosoms scheint noch nicht genügend aufgeklärt zu sein. Durch die Ausbildung einer echten Centronucleusspindel (Caryosomspindel), welche auf dem Stadium der Äquatorialplatte von dichtem, ringförmig angeordneten Chromatin umgeben wird, charakterisiert sich die Kernteilung von *Entosiphon* nach PROWAZEK. Alle die genannten Teilungsmodi sind durch das Vorhandensein einer intranuclearen Spindel ausgezeichnet. Für *Bodo*, *Monas guttula* und *Bicosoeca* berichtet derselbe Autor von einem Faden, der zwischen den bereits geteilten Kernen sich ausspannt; höchstwahrscheinlich handelt es sich hier um den Rest einer stabförmigen extranucleären Spindelbildung wie bei *Lophomonas*.

Das Jahr 1904 bringt zahlreiche Untersuchungen über die Kernteilung bei parasitischen Flagellaten. PROWAZEK schildert zunächst die Teilung bei *Trichomastix lacertae*, *Bodo lacertae* und *Herpetomonas muscae domesticae*. Bei *Trichomastix* (40) wird das terminale, die vier Geißeln tragende Basalkorn vergrößert, und der Autor vermutet, »daß es sich spaltet und für ein jedes Individuum aufteilt« (S. 11). »Dabei wird aber ein Teil der alten Geißeln jedesmal mit herübergenommen ...« »Die wichtigsten Veränderungen spielten sich auf dem Achsenstab ab, er verkürzt sich, wird breiter, dichter und keilförmig; die Spitze dieses schlanken Keiles ist oft knopfförmig und etwas gegen die Ventralseite gewendet. Alsbald beginnt sich dieser Achsenkeil senkrecht zu seiner ursprünglichen Achse in der Richtung seiner Basis zu zerdehnen und stellt dann ein mit Eisenhämatoxylin dunkel sich färbendes Querstäbchen dar, das die Zelle gleichsam zerstemmt. Der Kern ist zunächst auf diesem Querstäbchen gleichsam aufgehängt.« »Die Kernmembran sowie der Innenkörper entziehen sich der Beobachtung.« »... Die chromatischen Substanzen werden in zwei Partien geteilt, die polwärts zu den Enden des Stäbchens wandern. Nach dieser Wanderung verdichten sich die chromatischen Substanzen zu einer Art von Polkappen ...« (S. 12). »Sobald von der einen Seite die Einschnürung des Zellleibes beginnt, verdickt sich der Achsenstab an seinen Enden und erleidet später durch die Zellleibeinschnürung eine Knickung. Die Polkappen zerfallen in zwei bis drei krümelige Massen, die sich abrunden und die beiden Tochterkerne aus sich hervorgehen lassen.« »Der Zellleib ist durch die Einschnürung biskuitförmig ...«, unter mannigfachen Nebenerscheinungen reißt schließlich der Achsenstab in der Mitte durch und die Tiere trennen sich voneinander.

In Übereinstimmung mit *Lophomonas* wird danach das Querstäbchen, auf dem der Kern gleichsam aufgehängt ist, unter Streckung und Knickung zum Achsenstab der Tochtertiere. Daß es aber nicht der alte Achsenstab des Muttertieres ist, an dem sich die »wichtigsten«, eben zur Bildung des Querstäbchens führenden Veränderungen abspielen, sowie daß das Querstäbchen als eine Spindel bzw. Centralspindel aufzufassen wäre, das ist PROWAZEK entgangen.

Die Kernteilung bei *Bodo lacertae* verläuft nach PROWAZEK (40) in mehrfacher Art, je nachdem, ob es sich um sog. indifferente Formen oder um sog. Geschlechtsformen handelt. Im ersteren Fall geschieht die Teilung innerhalb von Vermehrungscysten und besteht im wesentlichen in einer biskuitförmigen Durchschnürung des Kernes unter hantelförmiger Teilung des Innenkörpers und polkappenartiger Ansammlung von dichten Chromatinmassen. Im zweiten Fall teilen sich die Flagellaten in frei schwimmendem Zustande. Der komplizierte Basalapparat der zwei Geißeln nimmt an der Teilung teil; das Basalkorn sowie der Rhizoplast erleiden eine Spaltung. »Ein Teil der Geißeln wird wie bei *Trichomastix* längs der alten Geißeln neugebildet« (40, S. 24). Der Kern »wird zunächst aufgelockert, bald ordnet sich aber das Chromatin zu einer Äquatorialplatte an und es kommt eine undeutliche, kleine Spindel zustande. Danach erleidet die Äquatorialplatte eine Spaltung in zwei Polplatten, die terminal wandern und zwischen sich eine zarte centralspindelartige Faserung erkennen lassen« (S. 24). Unabhängig vom Kern teilt sich der von PROWAZEK als Geschlechtschromidium gedeutete rätselhafte Körper[1].

Unabhängig voneinander im Jahre 1904 erscheinen SCHAUDINNS grundlegende, an neuen Befunden reiche Trypanosomenstudie (43), sowie kurz darauf die Untersuchungen von GRASSI und A. FOÀ über die Teilung von *Joenia annectens* (18). Für unsre Zwecke, den Kernteilungsvorgang bei *Lophomonas* vergleichend zu beleuchten, kommt namentlich in erster Linie die letztgenannte, an einer nahe verwandten Lophomonadide ausgeführte Arbeit in Betracht, eine Arbeit, durch welche neue Einsicht in die morphologische Beurteilung des Baues der parasitischen Flagellaten gewonnen wurde[2]. Bei der höchst kompliziert gebauten *Joenia* spielt sich die Kern- und Körperteilung in den Hauptlinien wie folgt ab. In direkter Nachbarschaft des zur Teilung schreitenden Kernes, und zwar in einer furchenförmigen Einsenkung desselben, legt sich eine stabförmige, aus Fibrillen zusammengesetzte

---

[1] Vgl. die Fußnote auf S. 260.

[2] Chronologisch geht, wie gesagt, umgekehrt als die hier eingeschlagene Darstellungsfolge, die Arbeit SCHAUDINNS derjenigen von GRASSI und FOÀ um ein Unbedeutendes voraus.

Spindel extranucleären Ursprunges an. Die Spindel wächst in die Länge, und in derselben Richtung dehnt sich auch der seine Kernmembran stets bewahrende Kern aus. Das zunächst netzförmig im Kern verteilte Chromatin verdichtet sich zu einem Fadenknäuel, der seine Kontinuität niemals aufgibt, d. h. zur Bildung von distinkten Chromosomen kommt es nicht; auch wird keine longitudinale Spaltung des chromatischen Fadens beobachtet. Die Teilung kommt einfach dadurch zustande, daß der chromatische Faden in einem Punkte reißt. Bevor diese Kontinuitätstrennung erreicht wird, sieht man die zwei Tochterknäuel noch durch einen langen, der extranucleären Spindel parallel verlaufenden Faden vereinigt. Nachdem die Tochterknäuel sich voneinander getrennt haben, kehren sie in den netzförmigen Zustand zurück. Inzwischen erfolgt die Durchschnürung des Kernes in zwei neue Kerne. Wie mir nach mündlicher Mitteilung Prof. Grassis bekannt, geht am Mutterindividuum die Area flagellata mit den Flagellen, das Collare sowie die übrigen Teile, welche zur Suspension des Kernes bzw. zur Stütze des mächtigen Flagellenbusches dienen, früher oder später zugrunde und müssen für die Tochterindividuen neu gebildet werden. Diese Neuanlagen sind in der Nachbarschaft der Kern- bzw. Spindelpole schon sichtbar, bevor noch der Kern sich geteilt hatte. An jedem Spindelpol liegt ein als »battachio« (Glockenschläger) bezeichnetes Körperchen, welches, nach mündlicher Mitteilung Prof. Grassis, in seinem Verhalten an ein Centrosom erinnert. Die Spindel wächst sehr bedeutend in die Länge und kann sich schlingenförmig bzw. U-förmig zusammenlegen. Die Tochterkerne, die neuen Areae flagellatae usw. entfernen sich meistens voneinander um 180°, wenn die Trennung in zwei Tochterindividuen erfolgen soll. Der alte Achsenstab (»mestolo«) geht zugrunde, und während die zwei Tochtertiere aus der Teilung hervorgehen, wird in einem jeden derselben die Hälfte der ursprünglichen Spindel zur Grundlage eines neuen Achsenstabes ausgebildet. Diese letztere, hochinteressante Tatsache haben Grassi und A. Foà in folgenden Worten ausgedrückt: »Da questa sommaria descrizione si rileva come quell' organello da noi denominato mestolo, che si ritrova in altri Flagellati parassiti (bastoncello) e che uno di noi (Grassi) crede di avere per primo segnalato, organello che evidentemente per la funzione si può giudicare un pezzo scheletrico assile, deriva evidentemente, almeno nella sua parte essenziale, da un organello che, per quanto ci insegna la citologia, deve giudicarsi come fuso« (18, S. 252). Das in seinem wesentlichen Teil auf die Spindel zurückführbare Achsenskelet der *Joenia* wird von Grassi und Foà als ein möglicherweise mit dem Achsenfaden der Spermatozoen zu vergleichendes Gebilde erklärt (S. 253).

Die übereinstimmenden Züge im Kernteilungsvorgang bei *L. blattarum* bzw. *Joenia annectens* (dem Parasiten von *Calotermes flavicollis*), der zwei im System nahestehenden Formen, liegen auf der Hand. In beiden Fällen existiert nur die extranucleäre, annähernd stabförmige Centralspindel, eine innere Kernspindel wurde nicht beobachtet, und bei beiden Formen ist das prinzipielle Verhalten sowie das spätere Schicksal der Spindel das gleiche. Daß bei *Joenia* die Spindel in einer Furche des Kernes eingesenkt sich vorfindet, hat zwar kein Analogon in der Kernteilung von *Lophomonas* im freibeweglichen Zustand, wohl aber in sehr deutlicher Weise während der Encystierung, worüber später berichtet wird (Taf. VIII, Fig. 20*a*, *b*). Viel Ähnlichkeit besitzen *Joenia* und *Lophomonas* in der Neuanlage der ursprünglich stoppelartigen Flagellenfelder. Die Ausbildung und das Verhalten der chromatischen Figur bietet freilich weitgehende Unterschiede.

Ein andrer Vertreter der Lophomonadidae bzw. Trichonymphidae wurde von A. Foà in demselben Jahre (1904) auf seine Kernteilung hin untersucht, nämlich die in zwei Formen, »forma minore« und »forma maggiore« im Darm von *Termes lucifugus* parasitierende *Trichonympha agilis* Leidy (11). Auch hier – nur die unmittelbar zum Vergleich sich bietenden Punkte hervorhebend — wird der Kern zunächst (ähnlich wie bei *L. blattarum*) aus dem ihm zum Stützapparat dienenden eigentümlichen Körbchen befreit, dieses letztere unterliegt der Zerstörung, und der Kern wandert nach oben bzw. nach vorn. Die »Zona flagellata« teilt sich in zwei Gruppen, welche sich voneinander entfernen und zwischen sich den Kern liegen lassen. In der Nachbarschaft dieses letzteren legt sich eine extranucläre Spindel an, ähnlich derjenigen von *Joenia*. Die überaus zahlreichen Flagellen der beiden Gruppen konvergieren jederseits gegen die Insertionsfelder, welche die Pole der Spindel einnehmen. Die Kernmembran wird während des Teilungsprozesses stets erhalten. Außer der äußeren Spindel ist noch eine unvollständige innere, intranucleare vorhanden, die eigentlich aus zwei miteinander äquatorial nicht im Zusammenhang stehenden Halbspindeln sich zusammensetzt; die Pole dieser letzteren treten aus dem Kern heraus. Das Verhalten der chromatischen Figur ist verschieden bei den beiden ebengenannten Formen von *Trichonympha*. Bei der kleineren Form kommt es zur Ausbildung von distinkten Chromosomen, welche zunächst als dicke, unregelmäßige Brocken im Kern, anscheinend ohne besondere Anordnung verteilt auftreten, später aber, ein jedes in gestreckter stabförmiger Gestalt, sich in zwei geordnete Serien einstellen. wobei von den Kernpolen die inneren Spindelfasern an die Chromosomen der entsprechenden Serie sich ansetzen. Noch in bereits geteiltem Kern verbleiben die stabförmigen Chromosomen in serialer Anordnung nebeneinander, an die inneren Spindelfasern, welche gegen den zugespitzten Spindelpol des Kernes konvergieren, angeheftet. Ein Teil des Flagellenbestandes, sowie ein Teil des zum Aufbau des »Körbchens« dienenden Materials werden in jedem Tochterindividuum wahrscheinlich neu gebildet. Die großen stabförmigen Chromosomen dieser Tiere erinnern in gewisser Hinsicht an die bei *L. blattarum* während der Anaphase durch Aneinanderlagerung der kornförmigen Chromosomen entstehenden keulenförmigen, gegen die außerhalb des Kernes liegenden Centriolen konvergierenden Gebilde. — Die Teilung der größeren Form von *Trichonympha agilis* (»forma maggiore«) ist im wesentlichen nur dadurch unterschieden, daß getrennte Chromosomen bei der Kernteilung nicht auftreten; der chromatische Faden im Knäuelstadium erleidet eine Längsspaltung, wodurch höchstwahrscheinlich die Sonderung des chromatischen Materials für die beiden Tochterkerne eingeleitet wird.

Auf den bekannten, vielfach reproduzierten, durch SCHAUDINNS obengenannte Untersuchungen in allen Einzelheiten aufgedeckten Kernteilungsmodus von *Haemoproteus* (*Trypanosoma*) *noctuae* (43) braucht hier nicht im speziellen eingegangen zu werden. Die Kernteilung bei diesem Flagellaten ist ausgezeichnet durch das Auftreten einer intranucleären, auf das Centralkorn zurückführbaren Centralspindel, während die acht peripheren Chromosomen sich vorher mit den acht Chromatinelementen des das Centralkorn führenden Caryosoms vereinigen, in der Folge sich zu acht kompliziert gebauten Chromosomen um die Centralspindel im Äquator gruppieren, ferner einer Spaltung unterliegen und schließlich zum Dyasterstadium aneinander rücken. Für unsre vergleichende Betrachtung wird das wichtigste Ergebnis der SCHAUDINNschen Untersuchung in der Zurückführung des locomotorischen Apparates der Trypanosomenzelle auf eine Spindelformation erblickt. Diese letztere bezieht sich auf einen Tochterkern des locomotorischen Kernes (des Blepharoplasten); diese Spindel wächst sehr bedeutend in die Länge und verwandelt sich »in den locomotorischen Apparat des *Trypanosoma*, indem die Centralspindel exzentrisch verlagert wird und zum verdickten Rand der undulierenden Membran sich entwickelt, während die acht, der Zahl der Chromosomen entsprechenden Mantelfasern zu acht Myonemen werden, welche zu je vier auf jeder Fläche des abgeplatteten Vorderteiles des *Trypanosoma* im Ectoplasma verlaufen und sich am vorderen Ende mit der Centralspindel, d. h. dem verdickten Rand der undulierenden Membran zur Bildung der konischen Geißel vereinigen« (43, S. 395). Bei *Haemoproteus* (*Trypanosoma*) *noctuae* ist die den locomotorischen Apparat bildende Spindel heteropol, und das vordere Ende derselben ist zur Geißel umgebildet. Bei *Spirochaete* ist umgekehrt das hintere Ende geißeltragend. Ein Urhämoflagellat besaß nach Schaudinns Vorstellung eine vordere und eine hintere Geißel mit undulierenden Membranen; dieser locomotorische Apparat wäre nach Schaudinn auf Umbildung einer gleichpoligen Kernspindel, die von einem Tochterkern des locomotorischen Kernes herrührt, zurückzuführen. Bei *Haemoproteus* wäre die hintere, bei *Spirochaete* die vordere Geißel zurückgebildet, und im Zusammenhang damit sind die Spindeln in dem einen oder dem andern Sinne heteropol geworden (43, S. 437). *Herpetomonas*, welche nach Prowazek am Vorderende zwei durch sehr zarte Membran miteinander verbundene Geißeln besitzt, dürfte nach Schaudinns Auffassung aus der eben genannten Urform »durch Knickung der Geißelspindel und Vereinigung der gleichentwickelten Pole entstanden sein« (43, S. 437).

Prowazek nimmt in seiner Untersuchung über »die Entwicklung von *Herpetomonas*« den Schaudinnschen Gedanken auf und führt den Doppelfaden, der bei *Herpetomonas* vom Blepharoplasten aus beinahe den ganzen Körper der Länge nach durchzieht und in der Nähe des hinteren Körperpols mit einem »undeutlichen Doppelkorn« endigt, eben auf die geknickte und außerordentlich gedehnte Centralspindel zurück, und erklärt das endständige Doppelkorn als einem Flemmingschen Zwischenkörper vergleichbar (39, S. 443). »Die lange, schlanke, starre Form des Flagellaten ist ein Produkt der Kräfte der geknickten, langen, spiraligen Central‚spindel‘ oder des Centralfadens, auf den mit einigen phylogenetischen Abänderungen die Achsenfäden und Achsenstäbe der Trichomastiginen, Trichomonaden, Chilomonaden usw. zurückführbar sein dürften« (39, S. 444). So plausibel die Zurückführung des Doppelfadens auf eine geknickte Centralspindel in Übereinstimmung mit den von Schaudinn für *Haemoproteus* nachgewiesenen Verhältnissen auch ist, so kann es doch nicht verschwiegen werden, daß für *Herpetomonas* ein direkter, auf Beobachtung sich stützender Beweis dieser Auffassung von Prowazek nicht erbracht wurde. — Der Hauptkern teilt sich nach Prowazek auf dem Wege einer primitiven Mitose unter Ausbildung von acht krümeligen Chromosomen und mantelförmiger Durchschnürung des Innenkörpers. Der Blepharoplast teilt sich unter Durchschnürung des Innenkörpers und Zerteilung der Chromatinmassen. »Jedes der aus der Teilung hervorgegangenen Individuen übernimmt eine der alten Geißeln und mit ihr ein Basalkorn, das sich alsbald teilt und längs der alten starken Geißel aus sich heraus als ein zartes Fädchen die neue Geißel entstehen läßt, von der aus später centralwärts in gleicher Weise ein neuer Rhizoplast hervorgeht« (39, S. 445).

Die von Flu bei *Crithidia melophagia* als Myoneme bezeichneten Fibrillen, welche in der Dreizahl von einem am geißellosen Körperende befindlichen Körnchen ihren Ursprung nehmen, am Hauptkern vorüberziehen, um sich mit der vom Blepharoplast entspringenden Geißel zu vereinigen und frei zu endigen, erinnern nach diesem Autor stark an die Fasern einer Centralspindel (10, S. 149). Auch hier aber fehlen diesbezügliche Beobachtungen. Zudem scheint in einem von Flu manchmal beobachteten, vom Blepharoplasten nach dem Hinterende hinziehenden und daselbst mit einem »Chromatinkorn« endigenden Faden ein Homologon des Centralfadens von *Herpetomonas* vorzuliegen. Die, so viel ich sehe, nicht eingehend interpretierte Fig. 8, Taf. X dieses Autors scheint nur in dieser Hinsicht von Interesse zu sein.

Bei Besprechung der übereinstimmenden Rolle, welche die Centrosomen bzw. Blepharoplasten bei der Bildung formbestimmender Achsenstäbe bzw. die Bewegung regelnder Geißeln spielen, kommen Hartmann und Prowazek in ihrem Aufsatz: »Blepharoplast, Caryosom und Centrosom«, um die Natur der Achsenstäbe bei manchen Flagellaten als Centralspindeln hervorzuheben, auf die Teilung von *Trichomastix* zurück. Der Grundgedanke, den Achsenstab dieser und verwandter Flagellaten auf eine Centralspindel zurückzuführen, ist ja unzweifelhaft richtig und wertvoll; die Art und Weise aber wie es von den zwei Autoren versucht wird, denselben im genannten Fall zu begründen, ist verfehlt. Da wird das »Caryosom des Amphinucleus« (als Homologon des locomotorischen Kernes) für die Bildung der formbestimmenden Achsenstruktur verantwortlich gemacht. »Das Chromatin des Caryosoms löst sich auf; die vermutlich mit dem Centriol in Zusammenhang stehende Rippe (Achsenstab) ist eine Art von Centralspindel und geht in die Rippe des Tochterkernes über« (20, S. 327). Ob Beziehungen des Achsenstabes des Muttertieres zu der die Tochterkerne zerstemmenden Centralspindel bestehen oder nicht, kann man aus der Beschreibung von Hartmann und Prowazek nicht entnehemen, und das um so weniger, als die fehlerhafte Darstellung der diesbezüglichen Vorgänge bei *Trichomastix lacertae* durch Prowazek vom Jahre 1904 bei dieser

Gelegenheit nicht berichtigt wird[1]. Unter solchen Umständen hätte es nahe liegen sollen, zur Stütze des eingangs hervorgehobenen Gedankens sich auf eine Untersuchung zu berufen, die denselben zum erstenmal und einwandfrei nachgewiesen hatte; ich meine die Untersuchung von **Grassi** und A. **Foà** über Kern- und Körperteilung bei *Joenia*. Indessen scheint diese Arbeit **Hartmann** und **Prowazek** unbekannt geblieben zu sein.

Aus der neuesten Zeit liegen Angaben über die Teilung von Trichomonaden nach Untersuchungen von **Wenyon**, **Dobell** und zuletzt noch eine Notiz von **Prowazek** und **Beaurepaire Aragao** vor. Namentlich hatte **Dobell** den Kernteilungsvorgang eingehend bei *Trichomastix* und *Trichomonas batrachorum* studiert, und es sollen hier seine Resultate, die neben Abweichungen im einzelnen, viel Übereinstimmung im Grundplan der Teilung mit *Lophomonas* und *Joenia* zeigen, kurz besprochen werden.

Die Kernteilung von *Trichomastix* (7) wird durch den Schwund des Achsenstabes (= des Axostyls **Dobells**) sowie der Kernmembran eingeleitet. Der diplosomische, zur Insertion von vier Flagellen dienende, nach **Dobell** aus Chromatin bestehende Blepharoplast, welcher als ein dem gleichnamigen Gebilde der Trypanosomen homologes Gebilde aufgefaßt wird, nimmt Hantelform an und zieht sich in der Folge in die Länge aus, so daß ein kleines Stäbchen entsteht, das dem Kern dicht anliegt. Aus **Dobells** Fig. 5, Taf. II folgt, daß das Stäbchen die Richtung des ursprünglichen Achsenstabs senkrecht kreuzt. Indem **Dobell** den Blepharoplasten als ein Homologon des Centrosoma auffaßt, deutet er das Stäbchen als eine durch Centrodesmose entstandene Centralspindel. An den knopfförmig angeschwollenen Enden des Stäbchens, oder Tochterblepharoplasten, inserieren je zwei von den alten Flagellen, später bilden sich daselbst je zwei neue kleine Flagellen aus. Inzwischen sammeln sich die sehr zahlreichen kleinen Chromatinkörner in eine Spindelfigur längs dem anliegenden Stäbchen an und verklumpen in der Folge zu einigen wenigen, etwa sechs unregelmäßigen Körpern, die vom Verf. nicht als Chromosomen aufgefaßt werden. Eine Trennung der Chromatinmassen in zwei Gruppen und ein Auseinanderweichen derselben mitsamt den Tochterblepharoplasten und Flagellen an der in die Länge wachsenden Centralspindel leiten die Teilung ein, welche durch eine Durchschnürung des Körperplasmas und Kontinuitätstrennung der Spindel erreicht wird. Die Centralspindelreste werden zu Achsenstäben der Tochtertiere. — Derart hatte Dobell in seiner verdienstvollen Untersuchung die Homologie des Achsenstabes mit der Centralspindel für Trichomonaden (bei *Trichomonas* verläuft die Kernteilung nach diesem Autor in wesentlich derselben Weise) festgestellt und damit die von Grassi und Foà im Jahre 1904 an *Joenia* begründete Abstammung des Achsenstabes bestätigt.

---

[1] Vgl. hierzu auch **Dobell** (6, 7, S. 214 und 226). Noch im Jahre 1908 schreibt **Keysselitz** im Anschluß an **Prowazeks** Untersuchung an *Trichomastix lacertae*: »Der Achsenstab funktioniert bei der Teilung als Teilungsorgan« (27, S. 347); das tut er aber eben nicht, sondern geht zugrunde.

Nach der kurzen Notiz von Prowazek und Beaurepaire Aragao (42, S. 2) ist bei *Trichomonas columbarum* der Achsenstab vom Caryosom unabhängig[1]. »Die undulierende Membran geht von einem Teil des Blepharoplastes aus und besitzt auf der Basis gleichfalls eine Stützfaser. Eine Mundöffnung ist vorhanden. Der Kern ist oval und führt ein kleines Caryosom, das durch eine Fibrille mit dem Blepharoplast verbunden ist. Bei der Teilung wird der größte Teil des Achsenstabes unsichtbar, die Blepharoplasten spalten sich, aber nur ein Teil übernimmt die alten Geißeln, während das Tochterindividuum sie de novo bildet. Aus dem basalen Teil des Blepharoplastachsenstabapparates wird durch die Teilung ein neuer Achsenstab gleichsam ausgesponnen, dasselbe gilt von der dorsalen Fibrille«. Über die Kernteilung wird nur berichtet, daß ein Flemmingscher Zwischenkörper zu entstehen scheint.

Von Interesse ist der von Berliner studierte Kernteilungsvorgang bei *Copromonas major* (1). Der runde Kern führt central ein großes, sich stark färbendes Caryosom, peripher ist im Kern feinkörniges Chromatin in Ringform verteilt; gegen das Caryosom sendet der Ring feine Ausläufer aus. Eine eigentliche Kernmembran ist nicht vorhanden. »Beim Beginn der Kernteilung streckt sich das Caryosom in die Länge und scheint dabei etwas aufzuquellen, sowie gleichzeitig einen Teil des in ihm aufgespeicherten Chromatins an das Außenchromatin abzugeben, das sich inzwischen von der Peripherie der Kernsaftzone nach innen zurückgezogen hat und als gleichmäßige Schicht das Caryosom umgibt. Bei der weiteren Streckung des Caryosoms fließt das Außenchromatin nach den beiden Enden ab und legt sich um sie in Gestalt von unregelmäßigen, wolkig aufgelockerten Kappen. In diesem Zustande bleibt es bis zur vollendeten Teilung und wandert erst allmählich während der Neubildung des Tochtercaryosoms wieder um dieses herum, um dann wieder peripherwärts zu wandern.«

---

[1] Die gesperrt gedruckten Worte sind im Original gesperrt.

In dem in die Länge stark gestreckten spindelförmigen Caryosom konnte **Berliner** an einigen wenigen Präparaten Auftreten und Auseinanderweichen der Äquatorialplatten sowie Spindelfasern erkennen.

Die Kernteilung von *Lophomonas blattarum* sowie die damit zusammenhängende Neubildung des als Skelet des Flagellatenkörpers fungierenden Achsenstabes schließt sich einerseits eng an die diesbezüglichen Vorgänge bei Trichomonaden (*Trichomastix*, *Trichomonas*) nach **Dobells** Untersuchungen an, und anderseits zeigt sie viel Übereinstimmung mit Kernteilung der nahe verwandten *Joenia* nach **Grassi** und A. **Foà** sowie zum Teil mit *Trichonympha* nach A. **Foà**. Als variable Erscheinungen bei den genannten Formen bzw. Formengruppen tritt zunächst das Verhalten der Kernmembran entgegen, wenn auch diese letztere bei allen drei Vertretern den Lophomonadidae (*Lophomonas*, *Joenia*, *Trichonympha*) während der Kernteilung erhalten bleibt. Recht verschieden ist ferner ein bedeutungsvollerer Charakterzug, nämlich die Form, in welcher die Chromatinmasse des Kernes in die Teilung tritt: von einfachen, sehr zahlreichen Chromatinkörnchen, die sich in spindelartiger Gruppierung anordnen bei *Trichomastix*, bis zu echten stabförmigen Chromosomen, an welche sich Fasern der inneren (kernendogenen) Spindel ansetzen bei *Trichonympha* (forma minore); ein chromatischer Fadenknäuel, der einfach an einem Punkte durchreißt, charakterisiert *Joenia*. Und ebenso variabel ist das Auftreten der inneren, an die Chromosomen sich ansetzenden, den Mantelfasern bei der Metazoencaryokinese entsprechenden Spindel. Weiterhin sind Unterschiede zu verzeichnen in bezug auf die Art und Weise, wie der Flagellenapparat auf die Tochtertiere übertragen wird: bei *Trichomastix* werden von den vier alten Flagellen je zwei an den Spindelpolen erhalten, während je zwei neu hervorsprossen, so daß jederseits die Normalzahl erreicht wird; bei *Lophomonas* geht der ganze reiche Flagellenstoff zugrunde und wird durch zwei frühzeitig sich anlegende, zunächst winzige Flagellenfelder den zwei Tochterkernen usw. entsprechend ersetzt; ähnlich verhält sich *Joenia;* bei *Trichonympha* wird die überaus üppige »Zona flagellata« in zwei Gruppen geteilt, die auf die Tochtertiere übergehen, außerdem ergänzt sich wahrscheinlich der Flagellenbestand jederseits durch Neuanlagen. Auf die Beteiligung bzw. Nichtbeteiligung von Basalkörpern an der Teilung soll später eingegangen werden, ebenso auf das wenige, was über die Genese der Basalkörper bekannt ist. Über das Verhalten der Centriolen bzw. Centrosomen liegen nicht überall ausreichende Untersuchungen vor, um einen gesicherten Vergleich durchführen zu können.

Diesen, von Gattung zu Gattung wechselnden Eigenschaften gegenüber tritt bei den in Rede stehenden Formen als ein konstantes Charakteristikum der Kernteilung die Beteiligung der extranucleär in Stäbchenform sich anlegenden und extranucleär verbleibenden (das letztere im Gegensatz z. B. zu *Surirella* nach LAUTERBORN) fibrillären Centralspindel auf. Dieselbe liegt dem Kern stets dicht an und kann sogar in eine Furche des Kernes eingesenkt sein, was bei *Joenia*, sowie bei *Lophomonas* im Cystenzustande (vgl. weiter unten), zutrifft. An ihr entlang streckt sich der Kern zur Teilung in die Länge aus, und zu ihren Polen sind mehr oder weniger enge Beziehungen der alten sowie der neuen Geißeln zu erkennen, in dem erstgenannten Fall freilich nur, wo die alten Flagellen auf die Tochtertiere übergehen (*Trichomastix*, *Trichomonas* sowie *Trichonympha*). In welchem Sinne die eigentlich teilende Funktion der stabförmigen, extranucleären Flagellatenspindel zu deuten wäre, bleibt vollständig unklar. Die Centralspindel der Trichomonaden, der *Joenia*, *Trichonympha* und *Lophomonas* ist mit der aus dem Archoplasma (Sphäre) entstehenden, in einer halbringförmigen Vertiefung des seine Kernmembran bewahrenden Kernes gelegenen Centralspindel (Plasmaspindel) von *Noctiluca* (ISHIKAWA, CALKINS, DOFLEIN) vergleichbar.

Eine Frage von bedeutendem Interesse, deren Lösung aber sich große Schwierigkeiten in den Weg setzen, ist diejenige nach der Natur der Basalkörper der Flagellaten. Ohne die Frage allseitig zu beleuchten, soll hier nur auf die in letzter Zeit untersuchten Fälle Rücksicht genommen werden. HARTMANN und PROWAZEK betrachten in ihrer Arbeit: »Blepharoplast, Caryosom und Centrosom« den Kern von Trichomonaden (*Trichomonas*, *Trichomastix*) als einen Amphinucleus, sein Caryosom als Homologon des locomotorischen Kernes der Trypanosomen und deuten die Basalkörper, speziell bei *Trichomastix lacertae*, in folgender Weise: »Die Basalkörper am Grunde der Geißeln können als Tochtercentriolen des Caryosomkernes aufgefaßt werden und entsprechen somit den Centrosomenabkömmlingen bei den Schwanzfäden der Spermatozoen« (20). Und weiter, offenbar in einem andern Zusammenhang: »In vielen Fällen bleibt der Zusammenhang der Basalkörper mit dem Caryosom dauernd erhalten (Rhizoplast = Centralspindel)«. Neuerdings aber bezeichnen PROWAZEK und BEAUREPAIRE ARAGAO die innig verbackenen Basalkörper von *Trichomonas columbarum* als einen »vermutlich kompliziert gebauten Blepharoplast« (42). Der Kern erscheint in diesem Fall gleichfalls mit einem Caryosom ausgestattet »das durch eine Fibrille mit dem Blepharoplast verbunden ist«. Auch DOBELL faßt den geißeltragenden bzw. mit dem Randfaden und Basalmembran in Zusammenhang stehenden Körper bei Trichomonaden als Blepharoplasten auf, den er mit dem gleichnamigen Gebilde der Trypanosomen, sowie mit dem Centrosom und dem »endknob« des Metazoenspermiums homolog erklärt (7). Nach DOBELLS Untersuchung teilt sich der diplosomische Blepharoplast hantelförmig, und indem die Pole auseinander weichen, entsteht zwischen den beiden, als Homologa der Centrosomen fungierenden und je zwei der alten Geißeln tragenden Blepharoplasten die stäbchenförmige Centralspindel. Es sei hier auf die weitgehende Übereinstimmung verwiesen, die in diesem Fall mit der Spermatocytenteilung im Hoden der Schmetterlinge nach MEVES und HENNEGUY vorliegen würde. Nach DOBELL wird somit der Blepharoplast durch Teilung auf die Tochtertiere übertragen. Aus den Tochterblepharoplasten wachsen jederseits die zwei neuen Geißeln hervor. — Ähnlich wie bei Trichomonaden funktionieren die Tochterblepharoplasten als Centrosomen auch bei *Trypanosoma rotatorium* nach FRANCA und ATIAS[1]. — Während nach den Angaben DOBELLS bei *Copromonas subtilis* das Basalkorn, nach dem Schwund der einzigen Geißel, sich hantelförmig durchschnürt und jedes der neuen Basalkörner eine neue Geißel hervorbringt (6, S. 90, 91), läßt BERLINER nach Untersuchungen an *Copromonas major* die zwei Basalkörner für die Tochterindividuen aus den Centriolen der neuen Kerne austreten, wofür jedoch ein tatsächlicher Beweis nicht vorzuliegen scheint (1, S. 311). — Bei *Lophomonas* haben die zahlreichen Basalkörner des Flagellenschopfes mit Bestimmtheit nichts mit der Kernteilung zu tun; sie gehen, wenn die Kernteilung und die Bildung der mit dem Kern im Zusammenhang stehenden Organellen beendet ist, mit den zugehörigen alten Flagellen zugrunde. Die Anlage der neuen Basalkörpergruppen geschieht jederseits an den Polen des sich teilenden Kernes im Körperplasma in unmittelbarer Nachbarschaft der Centriolen; es läßt sich nicht beobachten, daß die neuen Basalkörner aus den Centriolen entstünden. In Beziehung zu den Basalkörperanlagen, aber anscheinend nicht in direktem Zusammenhang mit denselben, treten jederseits die winzigen neuen Flagellengruppen auf. Bei den Trichomonaden steht die Centralspindel nach DOBELL, wie schon erwähnt, in direkter Beziehung zu den Blepharoplasten, und ebenso der Achsenstab zum Blepharoplasten des Tochtertieres. Nicht uninteressant dürfte es sein, in diesem Zusammenhang nochmals darauf hinzuweisen, daß bei *L. blattarum* einige centrale

---

[1] Zitiert aus HARTMANN und PROWAZEK (20, S. 324).

Fasern des Achsenstabes sich vorn an der Kelchwand in geschlossenem Bündel bis zu den Basalkörnern fortsetzen (vgl. Taf. VI, Fig. 4 *a*, *b*, Taf. VII, Fig. 9 *h*).

Eine so ausgesprochene und weitgehende Ortsänderung, die der Kern zum Zweck der Kernteilung erleidet, wie das bei *L. blattarum* der Fall ist, scheint mir nicht leicht ein Gegenstück zu finden. In geringerem Grad erfolgt eine Kernwanderung bei *L. striata*, worüber weiter unten berichtet wird, ferner auch bei *Trichonympha* nach A. Foà. Die Lage des sich teilenden Kernes in der hinteren Körperhälfte, mit der längeren Achse senkrecht zur Körperachse angeordnet, teilt *L. blattarum* z. B. mit *Chilomonas paramaecium* nach Stein (46, Taf. XIX, Fig. 16, 17, 18), ferner stellt sich gleichfalls senkrecht zur Körperachse der zur Teilung in die Länge gestreckte Kern von *Copromonas subtilis* nach Dobell bzw. *C. major* nach Berliner und das im Zusammenhang mit der Längsteilung des Flagellaten. Im letztgenannten Fall soll nach Berliner bei abnorm gestellter, um 90° in bezug auf die normale Lage gedrehter Kernspindel, die Körperteilung sich verzögern oder gar unmöglich werden. — Was speziell die konstant durchgeführte senkrechte Stellung der extranucleären Centralspindel bei *L. blattarum* zum Achsenstab anbetrifft, so scheint dieselbe Anordnung für *Trichomastix* nach Prowazek und nach Dobell zu gelten. Ähnliches berichtet Doflein für die Knospenbildung bei *Noctiluca:* ». . . finde ich, daß die Richtung der Teilungsachse der ersten Teilungen von derjenigen der jeweils vorhergehenden Teilung bis zu einem gewissen Grade abhängig ist; fast immer sind diese nämlich senkrecht aufeinander« (8, S. 32). Ferner soll nach Prowazek die Centriolenteilungsebene bei *Polytoma* um etwa 90° zu der früheren Richtung gedreht sein[1]. Daß aber bei der eben genannten konstanten Eigentümlichkeit von *L. blattarum*, die Centralspindel senkrecht zum Aschenstab einzustellen, keine tiefbegründete Gesetzmäßigkeit zu erblicken wäre, läßt sich daraus schließen, daß bei der nahe verwandten *L. striata*, wie es später besprochen wird, die Spindelrichtung eben mit der Richtung des Achsenstabes genau zusammenfällt[2]. Die Körperteilung konnte, wie erwähnt, bei *L. blattarum* nicht beobachtet werden; die Anordnung der Spindel bei der Teilung usw. deutet aber mit Bestimmtheit darauf hin, daß eine Längsteilung, wie das ja normalerweise bei Flagellaten zutrifft, angestrebt wird.

---

[1] Zool. Anz. 1909. S. 716.

[2] Bei *L. striata* verhält sich somit die Teilungsspindel gemäß dem allgemeinen O. Hertwigschen Gesetz, d. h. sie stellt sich in die Richtung der größten Protoplasmamasse ein (z. B. weiter unten). Was noch die Anordnung der Centralspindel von *L. blattarum* senkrecht zum Achsenstab, d. h. zur Centralspindel des vorhergehenden Teilungsschrittes anbetrifft, ist es vielleicht nicht überflüssig, auf die durchaus analoge Lagerung der Spindeln bei aufeinander folgenden Teilungen in manchen Fällen von Spermatogenese, namentlich z. B. bei Orthopteren, hin-

c. Die Kernvermehrung bei zwei- und mehrkernigen Formen.

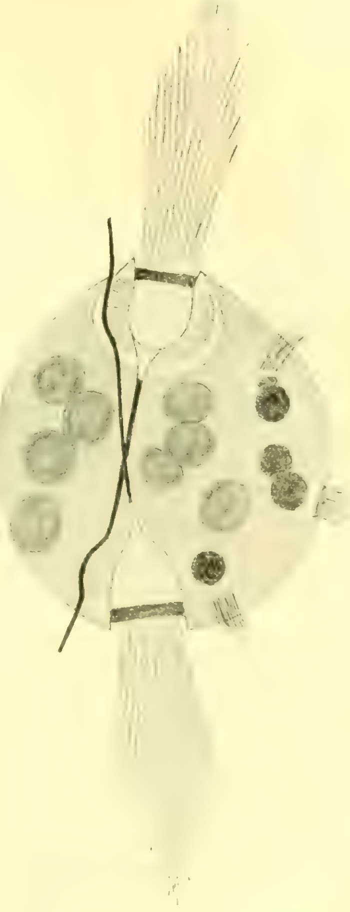
In der Fortsetzung der beschreibenden Darstellung knüpfe ich an das in Taf. VII, Fig. 14 abgebildete Stadium an, wo bereits eine vollständige Verdoppelung des Kern-, Axial- und Flagellenapparates stattgefunden hatte. In den Fällen, wo die nunmehr so naheliegende einfache Durchschnürung des Plasmakörpers nicht stattgefunden hatte — dieselbe wurde zwar im normalen Verlauf niemals beobachtet, dürfte aber doch wohl sicher geschehen —, wo also trotz der doppelten genannten Organellen das Tier einheitlich bleibt, da setzt weitere Kernvermehrung ein, welche zur Bildung des Flagellatenkörpers mit vier Geißelschöpfen, vier Kernen, vier Axialstäben usw. führt. Die einzelnen Stadien dieses in seinem Endzustand oft zu begegnenden Vorganges sind nicht leicht aufzufinden, immerhin steht es fest, daß die Kernteilung

---

zuweisen. So macht mich Kollege G. Brunelli auf das übereinstimmende Verhalten in den Spermatocyten von *Gryllus desertus* aufmerksam, wo die achromatische Spindel des vorhergehenden Teilungsschrittes in nahezu geteilten Spermatocyten noch deutlich sichtbar bleibt — dem Achsenstab vergleichbar — und die neue Spindel sich senkrecht zum alten Spindelrest anlegt. (Vgl. G. Brunelli, La spermatogenesi del *Gryllus desertus* (Pall.). Memorie della R. Accademia dei Lincei, Roma, 1909). Prowazek beruft sich neuerdings auf ähnliche Verhältnisse bei der Spermatogenese von *Helix, Astacus* und bei Teilungsvorgängen im Epithel der Salamanderlarve (Zool. Anz., 1909, S. 716). Allerdings lautet seine diesbezügliche Originalangabe weniger bestimmt; da heißt es in bezug auf die Krebsspermatogenese: »Bei den meisten Teilungen scheint eine teilweise innere Umordnung des centrierenden Poles in der Zelle zu erfolgen, wenigstens konnten derartige Vorgänge früher bei der Spermatogenese der Weinbergschnecke erschlossen werden; einmal wurde auch vital eine Zellteilung in einem Salamanderepithel verfolgt, und auch hier erfolgte, wie man aus der Verteilung des Pigments erschließen muß, eine Wanderung des centrierenden Teilungspunktes um etwa 30 ° gegen die freie Epithelfläche«. (Vgl. S. Prowazek, Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese. Diese Zeitschr. Bd. LXXI, 1902; ferner auch: Spermatologische Studien. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien usw. Bd. XIII, 1902.)

In eine andre Kategorie von Erscheinungen, aber immerhin zur Berücksichtigung sich bietend, gehört die von Enriques studierte senkrechte Anordnung von gleichzeitig nebeneinander bestehenden (benachbarten) Spindeln in den Reifungsteilungen von Gameten bei *Opercularia coarctata*, woraus Enriques auf eine besondere Kraft schließt, welche bestrebt wäre, die Spindeln senkrecht zueinander zu orientieren (vgl. P. Enriques, La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Archiv f. Protistenkunde, Bd. IX, 1907, S. 264.).

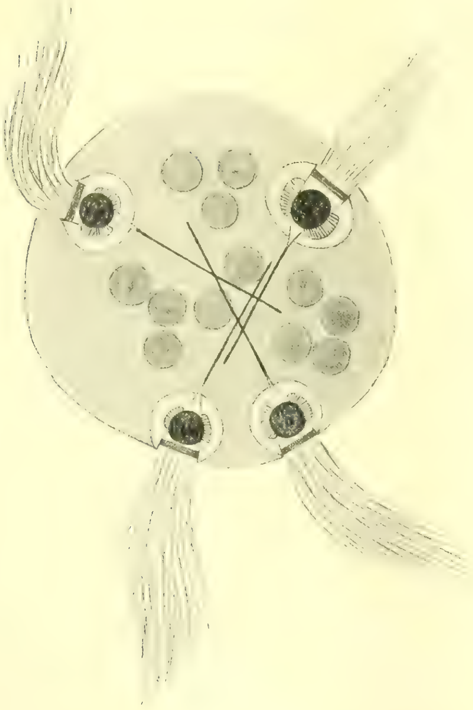
und die damit im Zusammenhang stehenden Erscheinungen wesentlich in derselben Weise ihren Ablauf nehmen, wie bei der ersten Zweiteilung; dazu scheint die Teilung der beiden Kerne streng synchron sich abzuspielen. Die Kerne, in deren direkter Nachbarschaft sich wohl frühzeitig je eine stäbchenförmige extranucleäre Spindel anlegt, verlassen gleichzeitig durch einen Riß die sie einschließenden Kelche und wandern nach der entgegengesetzten Seite hin, wo sie sich in der aus Taf. VII, Fig. 15 zu ersehenden Lage anordnen. So genaue Lagebeziehungen der Kerne im Flagellatenkörper festzustellen, wie das bei der Teilung des einen Kernes der Fall war, dürfte jetzt kaum möglich sein, da das Tier mit zwei starken, fortwährend schlagenden, hin- und herzerrenden Flagellenschöpfen ausgestattet, seine Gestalt unausgesetzt in weitgehendster Weise verändert, und damit auch der durch die zwei Achsenstäbe gebildeten Kreuzungswinkel allen möglichen Schwankungen unterworfen bleibt (vgl. hierzu die Textfig. 11). Die erhalten bleibende Kernmembran, die über die Kerne in Stäbchenform sich ausspannende Centralspindel, die Chromatinverteilung im Kern (Fig. 15) — alles erinnert genau an die früher geschilderten Vorgänge bei der Vermehrung des einzelnen Kernes (vgl. z. B. Taf. VI, Fig. 9*a* und *b*). Nach der Teilung der zwei Kerne werden Basalkörperanlagen und kleine stoppelartige Geißelschöpfe jedem der vier Tochterkerne entsprechend beobachtet (Textfig. 11; die Färbung der Kerne ist zu stark geraten). Sicher



Textfig. 11.

L. blattarum, ursprünglich zweikernig, jetzt mit vier Tochterkernen, den zugehörigen Basalkörner- und Flagellenanlagen; nach gefärbtem Präparat. Vergr. etwa 2700.

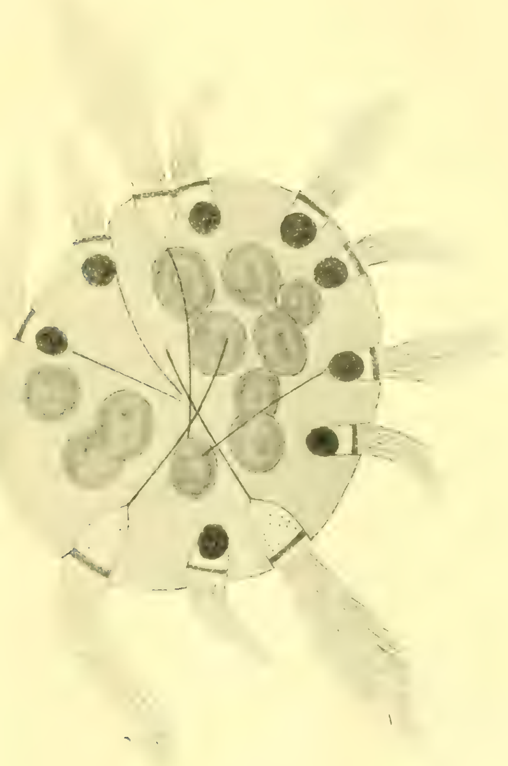
dürfte zwischen je zwei Kernen, dem früher Beschriebenen gemäß, noch die stabförmige Spindel sich ausziehen. Das folgt auch aus dem weiter fortgeschrittenen Stadium, Taf. VIII, Fig. 16, zu dem man sich leicht ein Gegenstück aus den Teilungsphasen des ursprünglich einkernigen Flagellaten vorstellen kann (z. B. Taf. VII, Fig. 12*a*, *b*). Auch jetzt, im vierkernigen Zustand, bleiben die zwei alten Flagellenschöpfe mit Basalkörpern, sowie die Achsenstäbe und leeren Kelche erhalten, so daß das Tier mit Hilfe von sechs größeren und kleineren Geißelschöpfen sich herumbewegt, ein Umstand, der eben eine äußerst unregelmäßige und lebhafte, nach allen Seiten hin- und herzerrende Bewegung veranlaßt. Schließlich gehen die alten Flagellen mit Kelch und Achsenstab zugrunde, oder werden ausgestoßen; um die Tochterkerne herum, außerhalb des inzwischen gebildeten Kelches werden die Collare usw. angelegt, die Flagellenschöpfe wachsen in die Länge, die Achsenstäbe, welche auch hier auf die in der Mitte abgeknickten Centralspindeln zurückführbar sind, erstarken, und so liegt eine *Lophomonas* vor, welche den gesamten Organellenkomplex, wie in Taf. VII, Fig. 14 verdoppelt, so jetzt vervierfacht enthält (Textfig. 12). Wie sonst während des Teilungsverlaufes der Kerne, so auch bei der geschilderten Vierteilung lassen sich die stets lebhaft beweglichen Tiere in ihrer Ernährung nicht im geringsten stören; das Plasma ist immer, bald mehr, bald weniger reich, mit Nahrungskörpern erfüllt.



Textfig. 12.

L. blattarum, vierkerniges Individuum: nach gefärbtem Präparat. Vergr. etwa 1900.

Auch bei diesen vierkernigen Flagellaten wurde die Körperteilung nicht beobachtet, und auch hier gilt dasselbe, was oben für die zweikernigen Zustände gesagt wurde, d. h., daß in vielen Fällen wenigstens eine Körperteilung mit Bestimmtheit ausbleibt. Unter solchen Umständen tritt bei merklicher Größenzunahme des Tieres weitere Kernteilung auf, so daß man von einer multiplen Kernvermehrung reden kann. Es wurden unter andern fünf- und sechskernige Flagellaten mit den entsprechenden fünf bzw. sechs Geißelschöpfen usw. beobachtet. In diesem Fall würde somit der synchrone, auf alle Kerne sich beziehende Teilungsverlauf aufgegeben sein. Doch unterliegt es keinem Zweifel, daß auf Stadien, wie dasjenige in Textfig. 12 abgebildete, regelmäßige, synchrone Teilung aller vier Kerne erfolgen kann. Das beweist das in Textfig. 13 abgebildete Tier, welches mit acht Kernen sowie acht



Textfig. 13.

L. blattarum mit acht Kernen und zugehörigen Flagellenschöpfen usw.: außerdem sind noch drei alte Flagellenschöpfe, Kelche und Achsenstäbe erhalten geblieben: nach gefärbtem Präparat. Vergr. etwa 1900.

jüngeren Flagellenschöpfen von ein- und demselben Entwicklungsstadium ausgestattet war, und an dem überdies noch drei persistierende alte Flagellenschöpfe mit den zugehörigen leeren Kelchen und Achsenstäben sichtbar waren. Der Durchmesser des in Rede stehenden Tieres erreichte 0,044 mm, übertraf also bedeutend die Dimensionen der einkernigen Flagellaten. Ein derartiges, mit vielen Kernen ausgestattetes Tier im Leben beobachtet, tritt in runder Gestalt entgegen, an Stellen aber, wo die alten großen Flagellenschöpfe im Plasma eingepflanzt sind, bildet es in raschem Wechsel sich vorwölbende und dann wieder sich einziehende Vorsprünge; indem alle Geißelschöpfe lebhaft schlagen, dreht sich das Tier unter unregelmäßigen Zuckungen, vorwiegend auf ein- und derselben Stelle verbleibend, doch kann es auch ausnahmsweise eine Richtung verfolgen. Ab und zu beobachtet man wie der eine oder der andre der großen alten Flagellenschöpfe (wohl bestimmt ohne den zugehörigen Kern) auf einem gänsehalsartigen, langen Plasmafortsatz, der sicher den Achsenstab einschließt, weit über den abgerundeten Körper hinaus vorgestreckt wird und in dem Detritus unruhig herumtastet; dann zieht sich der Fortsatz wieder plötzlich in die normale Lage zurück, und das Tier nimmt regelmäßig runde Gestalt an, — wieder ein Beispiel der großen Geschmeidigkeit des Flagellaten.

Weder im Bau noch in den Lebenserscheinungen der vier- bis achtkernigen Flagellaten lassen sich irgendwelche Anzeichen feststellen, die es berechtigen würden, diese Zustände als Involutions- oder gar Degenerationsformen aufzufassen. Daß auf den meisten diesbezüglichen Abbildungen die Kerne überfärbt erscheinen, ist nicht etwa einem besonderen Chromatinreichtum (Kernhypertrophie) zuzuschreiben, sondern hängt einfach damit zusammen, daß bei relativer Seltenheit dieser Stadien keine Auswahl zwischen gut bzw. weniger gut gefärbten Präparaten getroffen werden konnte. Hier kann nur die Auffassung vertreten werden, daß es sich im vorliegenden Fall um multiple Kernvermehrung handelt, welche normalerweise in bestimmten Zuständen neben der Zweiteilung Platz greift. Es muß freilich nochmals wiederholt werden, daß es mir bei *L. blattarum* niemals gelungen war, eine regelrechte, äquale Teilung des Körpers nach vorausgegangener Zweiteilung des Kernes zu beobachten, während die verwandte *L. striata* diese Erscheinung mit Leichtigkeit zeigt. — Die Mehrfachteilung des Kernes kommt gelegentlich auch bei *Joenia annectens* nach GRASSI und A. FOÀ vor: »Qualche volta, prima della separazione, avviene una nuova divisione di uno o di tutti e due i nuclei accompagnata da raddoppiamento degli organelli corrispondenti, così che invece di due individui, vengono a prodursene ad un tempo, tre o quattro« (18, S. 252). Diese Erscheinungen sind der multiplen Teilung, wie sie z. B. bei *Trypanosoma Lewisi* vorkommt und zur Bildung von Rosettenformen führt (v. Wasielewski und Senn[1]), an die Seite zu stellen, auch die von Prowazek bei *Trichomonas lacertae* beschriebene Dreifachteilung (40), welche freilich Dobell nach Beobachtungen an *Trichomastix serpentis* als degenerativen Vorgang betrachtet (7), sowie die Dreifach- bis Mehrfachteilung bei *Crithidia melophagia* nach Flu (10) wären hier zu berücksichtigen. Neuerdings erblickt Hartmann in der Tendenz der Flagellaten, neben der einfachen Zweiteilung auch die Mehrfachteilung auszubilden, einen Anklang an die Schizogonie von *Plasmodium* und *Proteosoma* (19).

Bei der Betrachtung des dargestellten multiplen Kernvermehrungsmodus drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf, daß bei *Lophomonas* die Multiplikation der Kerne auf einem höchst unökonomischen Wege erreicht wird, denn auf die vollendete Zweiteilung des Kernes (vgl. Taf. VII, Fig. 11*a*—*f*) folgt nicht etwa eine weitere Teilung der beiden Tochterkerne — was ja das nächstliegende scheinen würde —, sondern die Ausbildung eines vollständigen komplizierten Organellenapparates im Zusammenhang mit den zwei Tochterkernen; und diese in der Zweizahl vorhandenen Organellenkomplexe, d. h. Flagellenschöpfe, Basalkörperreihen, Kelche, Collare, Achsenstäbe gehen ja bei der Vierfachteilung zugrunde, und dasselbe gilt bei der Achtfachteilung für die vier alten Organellenkomplexe, — also gewiß ein recht umständliches und verschwenderisches Verhalten. Bis zu einem gewissen Grade erklärlich wird aber dasselbe erscheinen, wenn man bedenkt, daß die multiple Kernvermehrung bei unsrer *L. blattarum* offenbar kein im Lebenscyclus festbegründeter Vorgang ist, bei dem es auf den Endeffekt sozusagen direkt abgezielt worden wäre und der alsdann auch gewiß auf einem kürzeren Wege erreicht werden könnte, vielmehr dürfte es sich um sekundäre Unterdrückung der Plasmateilung handeln, wobei aber die Kerne und die mit ihnen eng zusammenhängenden Organellen den für die Zweiteilung altgewohnten Weg einschlagen.

---

[1] »Die rosettenförmigen Kolonien können so auf rasch sich folgende Längsteilungen einer Mutterzelle, vielleicht auch der eben entstandenen Tochterzellen zurückgeführt werden. Die Tochterindividuen lösen sich dabei, vorn beginnend, langsam los, bleiben aber mit dem Hinterende an der Mutterzelle befestigt, und werden von neu entstehenden Individuen immer mehr nach außen zurückgeschlagen, bis schließlich eine dicht gedrängte, kugelige Kolonie entsteht. Die kurzen birnförmigen Zellen derselben wachsen später zu den schlanken Parasiten aus und lösen sich aus dem Kolonieverband los« (47, S. 462).

C. Encystierung.

Zu jeder Jahreszeit und, wie es scheint, von keinen besonderen äußeren Bedingungen abhängig, weil gleichzeitig mit reichlichen freibeweglichen Formen auftretend, wurde die Cystenbildung bei *L. blattarum* beobachtet. Die Formen, welche für die Encystierung bestimmt sind, immer nur in geringer Anzahl vorhanden, lassen sich an ihrem von den gewöhnlichen Tieren abweichenden Aussehen sofort erkennen (Taf. VIII, Fig. 17*a*, *b*). Sie sind kleiner[1], vielfach regelmäßig rund, der Achsenstab ragt nach hinten mehr als gewöhnlich über den Körperrand hinaus, der Flagellenschopf zeigt schon die ersten Anzeichen der Reduktion, ferner sind die Tiere stets — das ist ein besonders scharfes Merkmal — ohne jegliche voluminöse Nahrung, deren Besitz die *L. blattarum* sonst immer auszeichnet, ihr Plasma ist dunkler, gleichmäßig grobkörnig und der Körper erscheint weniger der Gestaltsänderung unterworfen. Auf gefärbten Präparaten untersucht, trifft man die Basalkörperreihe, wenigstens die leichter sichtbare untere, noch unverändert, das Collare aber ist bereits resorbiert, der Achsenstab hinfällig und weniger färbbar. Sehr charakteristisch für dieses Stadium ist es, daß der Kern seinen chromatischen Bestand mit solcher Deutlichkeit in großen, kornförmigen Chromosomen ausgeprägt darbietet, wie sonst in keinem Zustand des Tieres zu beobachten Gelegenheit sich findet. In dem vollständig klaren, sich nicht färbenden, von einer feinen Kernmembran umgrenzten Kernsaft liegen acht große, rundliche bis ovale Chromosomen ohne besondere Anordnung verteilt. Die Achtzahl der Chromosomen ist bereits vielfach bei Flagellaten festgestellt worden, und sie ist die Normalzahl für *L. blattarum.* Daß freilich diese während der Encystierung mit Bestimmtheit festzustellende Zahl mit gewissen Befunden bei den Teilungszuständen wenig harmoniert, wurde schon oben erwähnt. Es wird zwar im Encystierungszustand auch eine geringere Anzahl von Chromosomen gelegentlich beobachtet, so z. B. fünf, sechs und sieben, doch sind diese Fälle sicher auf gegenseitige Verdeckung von Chromosomen zurückzuführen.

In dieser, die bevorstehende Encystierung verratenden Form schwimmen die *L. blattarum* noch recht munter umher. Weiterhin unterliegt der Flagellenschopf einer merklichen Reduktion, auch der Achsenstab ist auf dem Wege zu verschwinden (Fig. 18*a*, *b*). Jetzt beginnt der Kern sich zur Teilung vorzubereiten, und als erstes Anzeichen dafür tritt, ganz ähnlich wie das oben für die Kernteilung im freibeweglichen Zustand beschrieben wurde, in der nächsten Nachbarschaft des Kernes die Anlage einer extranucleären Centralspindel in Form von einem dicken kurzen Stäbchen auf (Fig. 18*a*, *b*). Hatte sich der Kern beim freibeweglichen Flagellaten von dem ihn fest umschließenden Kelch zu befreien gehabt, um in das Plasma zu gelangen, so wird das jetzt ohne weiteres erreicht, denn der Kelch löst sich auf, er braucht hier nicht mehr für die Stütze der gleichfalls dem Untergang anheimfallenden Basalkörper zu sorgen. In Fig. 19 ist bereits keine Spur von den Basalkörpern, Flagellen, Kelch und Achsenstab zu sehen[1], die Spindel wächst in die Länge und legt sich dem seine Kernmembran stets bewahrenden Kern dicht an; eine Cystenmembran ist noch nicht abgeschieden. Dieser Vorgang ist auf dem in Fig. 20*a* und *b* abgebildeten Stadium geschehen, und es liegt eine abgerundete Cyste vor. Die Cysten von *L. blattarum* variieren sehr bedeutend in der Größe, der gewöhnliche Durchmesser schwankt aber zwischen 0,013 und 0,017 mm. Die Gestalt ist eine regelmäßig runde. Im Leben hebt sich deutlich die helle, transparente, nicht geschichtete Cystenmembran ab. Bei der Aufsicht auf die Cystenoberfläche, bei sehr scharfer Einstellung, erkennt man eine feinste, in Wellenlinien geführte Skulpturierung der äußersten Schicht der Cystenmembran (Fig. 21). Auf späteren Stadien erkennt man im Leben zwei kleine lichtbrechende Kreise, welche den zwei Kernen entsprechen; die Einzelheiten im Leben zu untersuchen ist schwer. — Die stäbchenförmige Spindel von dichtfaseriger Struktur lag zunächst dem Kern oberflächlich an. Jetzt senkt sie sich tief in eine grubenförmige Vertiefung des Kernes ein (Fig. 20*a*), so daß je nach der Höheneinstellung des Tubus der Kern bald einheitlich (Fig. 20*a* rechts), bald wie in zwei Hälften geteilt (Fig. 20*a* links) erscheint. Fig. 20*b* kommt zustande, wenn die Spindelrichtung mit der Tubusachse zusammenfällt, und dasselbe gilt für die halbschematische Fig. 20*a* unten. Eine ähnliche Anordnung, daß der geradezu hufeisenförmige Kern die extranucleäre Centralspindel halb umgreift, findet sich nach GRASSI und A. FOÀ bei der verwandten *Joenia annectens*, sowie nach ISHIKAWA, CALKINS und DOFLEIN bei *Noctiluca*. Welche Bedeutung diesem Verhaltem zukommt, bleibt unbekannt. Später gibt der Kern in der Cyste von *L. blattarum* seine nahezu hufeisenförmige Gestalt wieder auf und streckt sich, an der Spindel gleichsam aufgehängt, in die Länge (Fig. 22*a*, *b*, *c*). Die jetzt an den Polen der Spindel deutlich sichtbaren länglichen Centriolen sind gewiß schon von den ersten Stadien an vorhanden, nur nicht leicht nachzuweisen, wie sie sich auch später nicht selten der Beobachtung entziehen. Nun erfolgt die Kernteilung, welche allem Anschein nach einen vereinfachten mitotischen Charakter trägt (Fig. 23*a*, *b*); die Kernmembran scheint nicht zu verschwinden, wenn sie auch manchmal schwer sichtbar bleibt (Fig. 23*a*). Die zwei runden Tochterkerne stellen sich an den Polen der Spindel auf; die beim Beginn der Encystierung so deutlichen großen Chromosomen werden jederseits zu einem centralen Caryosom verdichtet (Fig. 24*a*, *b*, *c*) (ausnahmsweise scheint diese Caryosombildung auch in dem Mutterkern vor sich zu gehen; Fig. 20*a*); in Fig. 24*c* beobachtet man peripherisch eine Ansammlung von färbbarer Substanz unbekannter Bedeutung. Der zuletzt dargestellte Zustand der Cyste (Fig. 24*a*, *b*, *c*, *d*, *f*) ist derjenige, der am häufigsten angetroffen wird, er ist gewiß von sehr langer Dauer und verrät eine gewisse Stabilität: es wird auf diesem Zustand mitunter auch Verteilung des Chromatins im Kern in Form von Chromosomen beobachtet (Fig. 24*f*). Den vorhergehenden sowie nachfolgenden Stadien hingegen begegnet man sozusagen nur als Ausnahmen. Die starke stabförmige Spindel färbt sich tief mit Eisenhämatoxylin, mit DELAFIELDs Hämatoxylin färbt sie sich dagegen nicht und bleibt in diesem Fall nur so weit sichtbar, als die Fixierung sie hervorhebt (Fig. 25 *d*). Der Inhalt der Cysten ist stets gleichmäßig grobkörnig, er schließt dicht an die Cystenmembran an und führt keine besonderen Einschlüsse. Nur ausnahmsweise, höchst selten, kommt es vor, daß ein Teil der Nahrung, welche der Flagellat im freibeweglichen Zustande mit sich führte, auch in die Cyste übergeht, so z. B. in Fig. 24*e*; hier liegen eine Anzahl Bakterien in einer großen Nahrungsvacuole eingeschlossen. In sehr wenigen Fällen fand sich neben einem jeden der zwei Kerne ein winziges Körnchen liegen (Fig. 24*d*); es ist mir nicht bekannt, ob es ein Chromatinkörnchen war (Reduktionskörper?). Die weitere Veränderung der Cysten, welch letztere sowohl im Enddarminhalt wie in den abgelegten Faeces, wenn überhaupt vorhanden, sehr reichlich sich vorfinden, bezieht sich auf die Teilung der zwei Kerne. Die Teilung geschieht auf zwei Wegen: auf dem Wege einer einfachen Durchschnürung, oder nach dem Modus der sonst für *L. blattarum* beschriebenen Teilung. Die amitotische Durchschnürung ist in den Fig. 25*a*, *b*, *c*, *d* dargestellt, dieses letztere Bild nach einem DELAFIELDschen Hämatoxylinpräparat;

---

[1] Ich mache darauf aufmerksam, daß die Fig. 17*a*, *b* und folg. (Taf. VIII) bei derselben Vergrößerung entworfen sind wie die Fig. 1*a*, *b* und folg. (Taf. VI).

---

[1] Wenn PROWAZEK neuerdings sagt: »Die Basalkörper der Flagellaten (*Bodo*) verschwinden nicht vollkommen bei der Encystierung und man kann sie zum größten Teil in der Cyste nachweisen«, so kann ich dem nach meinen Erfahrungen an *Lophomonas*-Cysten nicht beistimmen (Zool. Anz. 1909. S. 714).

in Fig. 25*c* liegt wohl eine frühzeitige zweite Kernteilung, nachdem die erste noch kaum vollendet war, vor. An der Durchschnürung beteiligen sich einfach das Caryosom, der Kernsaft und die Kernmembran; die stabförmige Spindel der ersten Teilung bleibt zunächst noch erhalten. Die mitotische (wenn der Name berechtigt ist) Vermehrung der zwei Cystenkerne wird in der Fig. 26*a* deutlich eingeleitet, indem in direkter Nachbarschaft der zwei Kerne sich stabförmige extranucleäre Spindeln angelegt haben, an denen entlang die Kerne sich zu strecken beginnen; der Chromatinbestand der Kerne war undeutlich. Die ursprünglich zwischen den zwei Kernen sich erstreckende Spindel des ersten Teilungsschrittes ist hier bereits verschwunden. Nach der zu gleicher Zeit erfolgenden Teilung der Kerne bleiben die Tochterkerne an den Polen der inzwischen in die Länge gewachsenen und erstarkten Spindeln liegen (Fig. 26*b*, *c*, *d*, diese letztere mit DELAFIELDS Hämatoxylin gefärbt). In Fig. 27 sieht man das eine Kernpaar wieder in Teilung auf dem Wege einer Durchschnürung treten, höchstwahrscheinlich folgt ihm das zweite Paar nach. Damit würde eine Vermehrung des ursprünglichen Cystenkernes auf acht vorliegen. Als Ausnahme beobachtete ich einmal das Vorkommen von drei Spindeln und dreier Kerne in einer Cyste (Fig. 28), ein Verhalten, das an dreipolige, durch abnorme Einflüsse hervorgerufene Mitosen (Triaster) in den Eizellen erinnert. Über die Entstehung dieser dreipoligen Spindelfigur kann ich nicht sagen, ob dieselbe auf das ursprüngliche und gleichzeitige Vorhandensein von drei Centriolen, die zwischen sich die drei Spindeln ausspinnen, zurückzuführen ist, oder aber, was weniger Wahrscheinlichkeit für sich hat, ob auf eine gewöhnliche Zweiteilung des Kernes eine weitere Teilung des einen der Tochterkerne erfolgt gewesen wäre.

Welches Schicksal schließlich der Cysteninhalt erleidet, konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen. Ich kann nur berichten, daß die Cysten, die mit den Faeces entleert werden, in denselben äußerst resistenzfähig sich erweisen. In angefeuchteten und feinzerriebenen Faeces, die mehrere Monate oder über ein Jahr alt sind, fallen die Cysten sofort schon bei schwächerer Vergrößerung in die Augen. Ihre Gestalt weicht nur selten von der regelmäßig runden ab, die transparente und zart erscheinende Cystenhaut scheint an Dicke gegen früher zugenommen zu haben; eine Verfärbung derselben findet nicht statt. Der plasmatische Inhalt ist meist mehr oder weniger weit von der Cystenhaut zurückgezogen (Fig. 29*a* u. *b*), er ist oft von Furchen durchzogen sowie von scharfen Kanten umgrenzt und erscheint äußerst stark lichtbrechend, grünlich schimmernd. Bei aufmerksamer Beobachtung kann man bei nicht allzu stark geschrumpftem Inhalt eine glasartige, stabförmige Spindel wahrnehmen: die zugehörigen Kerne sind direkt im Leben nicht sichtbar, sie lassen sich aber intravital färben, denn die Cystenhaut ist für Flüssigkeiten und Farbstofflösungen (z. B. Methylenblau) auffallend leicht durchlässig. — Derartige alte Cysten, auf längere Zeit mit dem Darmsaft und Speicheldrüsensecret der *Periplaneta* in Berührung gebracht, hatten keine weitere Entwicklung aufgewiesen. Nur selten wurde unter solchen Bedingungen beobachtet, daß die Cystenhaut sich öffnete und der Inhalt zum Teil aus der Cyste herausragte, ohne daß weitere Veränderungen sich meldeten. Auch die Einwirkung von frisch aus einer PAWLOWschen Fistel gewonnenen Magensaftes des Hundes[1], hatte keinen andern Erfolg als den eben genannten. Desgleichen führten Versuche, die Cysten an Schaben zu verfüttern, bis jetzt noch zu keinem bestimmten Resultat[2].

Ungeachtet der negativen Befunde kann doch so viel gesagt werden, daß die resistenzfähigen Cysten von *L. blattarum* zur Neuinfektion von Schaben dienen müssen und daß innerhalb der Cysten eine mindestens achtfache Kernvermehrung stattfindet, welcher höchstwahrscheinlich eine Fragmentation des Plasmas folgen wird. Die Cysten sind somit Dauer- und Vermehrungscysten.

Geschlechtliche Vorgänge wurden bei *L. blattarum* weder im Cysten- noch im frei beweglichen Zustande beobachtet (doch vgl. darüber weiter unten bei *L. striata*).

II. Lophomonas striata Bütschli.

A. Bau und allgemeine Lebenserscheinungen.

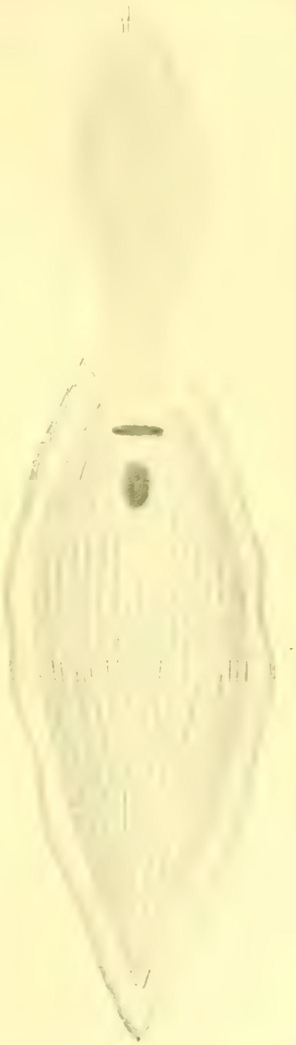
In seiner Beschreibung von *L. striata* hebt BÜTSCHLI den innigen Anschluß an *L. blattarum*, der sich im übereinstimmenden Bau des Flagellenschopfes ausspricht, hervor. An unterscheidenden Merkmalen dagegen wird die abweichende, langgestreckte, spindelförmige Gestalt, mit dem breiteren, gewöhnlich etwas schief abgestutzten vorderen und sehr allmählich zugespitzten Hinterende genannt; einmal wurde eine ovale, abgerundete Form beobachtet. Ferner schildert BÜTSCHLI die starre unbiegsame Körperbeschaffenheit des Flagellaten, sowie die charakteristische »spiralige Längsstreifung, die bald regelmäßiger, bald unregelmäßiger, bis ziemlich verworren erscheint«. »Es macht diese ganze Eigentümlichkeit den Eindruck, als wenn das Protoplasma sich in zahlreiche stark lichtbrechende Fasern von etwas unregelmäßigen Konturen umgebildet hätte. Denn daß wir es hier nicht etwa mit einer spiralgerippten Hülle zu tun haben, ist augenscheinlich« (3, S. 262). Sonst konnten keine Strukturen und Einrichtungen im Körper beobachtet werden. »Nur einmal sah ich im Vorderende eines Tieres eine vacuolenartige helle Stelle.« »Ganz eigentümlich verhielten sich die abgestorbenen Individuen; bei diesen war der Leib in einen Haufen von Fasern zerfallen, in dem sich die oben beschriebenen Faserbildungen voneinander gelöst hatten, und nun wirr durcheinander lagen. Dieses Verhalten namentlich scheint mir zu beweisen, daß die Hauptmasse des Leibes aus solchen Fasern besteht; alles, was ich zwischen diesen zerfallenen Fasermassen noch bemerkte, waren kleine runde blasse Körperchen« (S. 262).

---

[1] Den Magensaft hatte ich der Freundlichkeit des Herrn Privatdozenten S. BAGLIONI zu verdanken.

[2] PROWAZEK beobachtete bei *Monas vivipara* zweikernige »Copulations«-cysten (?), ähnlich den *Lophomonas*-Cysten, doch ist ihre weitere Entwicklung gleichfalls unbekannt geblieben.

Ich kann bestätigen, daß die Gestalt des Flagellaten eine starre und unveränderliche ist. Das vordere breite Ende finde ich für gewöhnlich regelmäßig, und nicht schief, abgestutzt. Der Querschnitt des Tieres ist rund. Zahlreiche Abstufungen zwischen schlankeren und gedrungeneren Formen werden angetroffen; die abgerundeten Formen stellen den Übergang zur Cystenbildung dar. Die unbiegsame Beschaffenheit des Körpers wird durch die eigentümliche Umbildung der äußeren (ectoplasmatischen) Schichten des Protoplasmas zu stab- bzw. rippenartigen stark lichtbrechenden Zügen bedingt, welche in der Längsrichtung unter mehr oder weniger ausgesprochener



Textfig. 14.

L. striata, die oberflächlichen Plasmaschichten heben sich als Ganzes vom Tierkörper ab; nach gefärbtem Präparat. Vergr. etwa 3000.

spiraliger Tendenz verlaufen (Taf. VIII, Fig. 30) und bei dem geringen Querschnitt des Tieres nur wenig inneres unverändertes Plasma übrig lassen. Beim beginnenden Absterben lösen sich die stabartigen Fasern, etwa wie Bestandteile eines Besens, auseinander, während zartes hyalines Protoplasma übrig bleibt, welches sich in zahlreichen kleinen Kugeln zusammenballt. Die Striatur der äußeren Protoplasmaschichten ist gegenwärtig auch von andern Flagellaten her bekannt, z. B. bei *Devescovina striata* nach A. Foà (13), wo sie freilich von etwas andrer Beschaffenheit ist und nicht in dem Grade wie bei *L. striata* zur Starrheit des Körpers beiträgt. An den äußeren Plasmaschichten wird häufig ein Vorgang beobachtet, den man gewissermaßen als Häutung bezeichnen könnte: sie heben sich als Ganzes in Form eines Futterals vom Tierkörper ab und sind sicher zum Untergang bestimmt, während an der frischen Oberfläche des Flagellaten bereits die typische Striatur ausgebildet erscheint (Textfig. 14, S. 299).

Die Größe der Parasiten variiert, wie bei *L. blattarum*, innerhalb sehr weiter Grenzen, und die üblichen Maße werden durch 0,034—0,048 mm im Längsdurchmesser gegeben; in seltenen Ausnahmefällen wird die Länge von 0,064 mm erreicht. Es wird demnach die kräftigere und gedrungene *L. blattarum* an Länge von *L. striata* übertroffen.

Das Körperinnere wird stets frei von irgendwelchen geformten Nahrungsbestandteilen beobachtet. In sehr seltenen Fällen findet man, sei es feinkörnige und zahlreiche, sei es grobe und wenige Einschlüsse in der centralen Körperpartie (vgl. weiter unten), welche aber sicher nicht die unmittelbar in derselben Form aufgenommene Nahrung darstellen. Im Gegensatz zu *L. blattarum* ernährt sich *L. striata* als Regel entschieden nur auf osmotischem Wege; die starre Körperbeschaffenheit erlaubt es dem Tiere nicht, Nahrungsgegenstände zu umschließen, und eine Mundöffnung existiert ebensowenig wie bei *L. blattarum*. Einmal beobachtete ich, wie eine nach vielen Dutzenden zählende Schar von *L. striata* um einen großen feinkörnigen Detritushaufen in äußerst dichter, gegenseitiger Anordnung versammelt war; die Vorderenden der Tiere steckten im Detritus und die Flagellen schlugen darin wenig lebhaft — man würde fast geneigt sein, an eine direkte Aufnahme geformter Nahrung zu denken, eine solche ist aber ausgeschlossen. — Nahrungsaufnahme auf rein osmotischem Wege ist nach Prowazek für *Bodo lacertae* wahrscheinlich (40, S. 21).

Wie bei *L. blattarum* ist auch hier in der Mitte des Körpers ein in der Längsrichtung hinziehender Achsenstab zu finden, allerdings nur an stark mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten sichtbar, weil er zu leicht von der ungefähr in derselben Richtung angeordneten Striatur überdeckt wird (Taf. VIII, Fig. 31). Er ist hier bedeutend dünner und schwächer als bei *L. blattarum* und kann in der hinteren Körperpartie nicht verfolgt werden, noch weniger aber trifft man ihn, wie bei der letztgenannten Form, über das Hinterende hinausragend. Auch bei *L. striata* dürfte der Achsenstab als ein formbestimmendes Gebilde angesehen werden. Geht der Achsenstab bei *L. blattarum* nach vorn in den Kelch, der den Kern enthält, über, so lassen sich im wesentlichen dieselben Verhältnisse auch bei *L. striata* konstatieren. Nur daß hier der membranöse Kelch, in den meisten Fällen wenigstens, in langausgezogener keilförmiger Gestalt sich darstellt, wodurch der Achsenstab als solcher bedeutend reduziert erscheint; doch sind, wie es scheint, die gegenseitigen Beziehungen zwischen Achsenstab und Kelch von wechselnder Natur (z. B. Fig. 31, 33*a*, *b*).

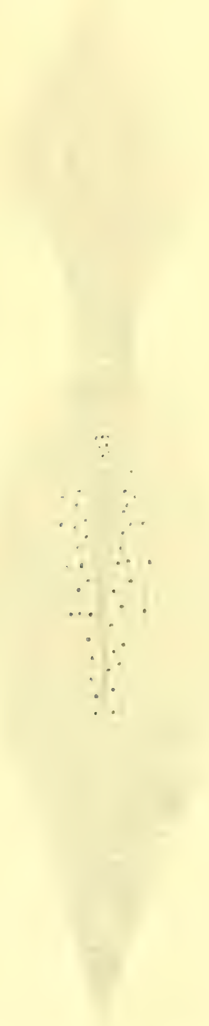
Der mit deutlicher Kernmembran versehene Kern ist von länglichovaler Gestalt, viel kleiner als bei *L. blattarum*, mit dem längeren Durchmesser in die Körperachse eingestellt; das Chromatin ist körnig verteilt, deutliche Chromosomen werden in der Regel nur beim Übergang zur Cystenbildung angetroffen. In den meisten Fällen erscheint der Kern durch einen großen chromatischen Nucleolus von Korn- bis Linsengestalt charakterisiert, welcher mit Vorliebe am extremen hinteren Pol seinen Platz nimmt (Fig. 32*a*), manchmal in einer Lage, daß er auf den ersten Blick außerhalb des Kernes zu liegen scheint. Seltener findet man den Nucleolus am vorderen Pol (Fig. 32*b*), ausnahmsweise wurden im ruhenden Kern zwei Nucleoli an beiden Polen beobachtet. Der chromatische Nucleolus von *L. striata* dürfte vielleicht geeigneter als Caryosom bezeichnet werden, weil er sich in selbständiger Weise an der Kernteilung zu beteiligen scheint. Die soeben erwähnten Ausnahmefälle, wo ein nach seiner Lage und Beschaffenheit als im Ruhezustand befindlich anzusprechender Kern zwei polständige Nucleolen führt, ist eben auf eine verfrühte Teilung des Caryosoms zurückzuführen.

Der keilförmige Kelch ist mit einer besonderen Art von Plasma gefüllt, welches namentlich nach Fixierung mit der HERMANNschen Lösung deutlich von der Umgebung als stärker gebräunte homogene Substanz absticht (Fig. 33*a*, *b*). Das Verhalten gegen die HERMANNsche Lösung erinnert lebhaft an die das Collare von *L. blattarum* zusammensetzende Substanz. Es muß hier hervorgehoben werden, daß ein morphologisch als besonderes Organell charakterisiertes Collare, wie es *L. blattarum* und *Joenia annectens* zukommt, der *L. striata* vollständig abgeht. In diesem Zusammenhang mag hier mit allem Vorbehalt die Vermutung ausgesprochen werden, ob nicht das besonders geartete Plasma, welches den Kelch von *L. striata* erfüllt und den Kern umgibt, als ein Homologon des Collare aufzufassen wäre.

Am inneren Kelchrand sind in kreisrunder Linie übereinander zwei Reihen von Basalkörnern angebracht, welche den etwas schwächer als bei *L. blattarum* entwickelten Flagellenschopf tragen (Fig. 31). Die untere Reihe besteht aus großen, dicht aneinander schließenden Basalkörnern, und sie schimmert im Leben als ein stark lichtbrechender homogener Streifen durch die äußeren Plasmaschichten durch; die obere Reihe wird von winzigen punktförmigen Körperchen gebildet. Demnach wurzelt auch hier, wie bei *L. blattarum*, jede Geißel in einem Diplosoma. Daß die Basalkörper, wie bei *L. blattarum*, nicht genau zusammenschließen, sondern an einer Stelle eine Lücke frei lassen, gelingt es hier, infolge von weniger übersichtlichen Verhältnissen, nur sehr selten zu beobachten. Der Flagellenschopf besteht aus längeren mittleren und kürzeren äußeren Flagellen. Wenn die *L. striata* im frischen Präparat etwas gelähmt erscheint, z. B. unter dem Einfluß von verdünnter Pikrinsäure, dann kann man deutlich beobachten, daß die Geißeln des Schopfes nicht alle gleichzeitig schlagen: auf den langsamen Schlag einer Gruppe von Flagellen folgen die Flagellen einer andern Gruppe, sodann wieder andre, und dieses gewissermaßen wellenförmige Spiel wiederholt sich in der Art, daß die Gesamtbewegung aller Flagellen rhythmisch etwa 40mal in der Minute zur Ausführung gelangt. Mitunter verkleben die mittleren, längeren Flagellen zu einem peitschenförmigen Gebilde, das im langsamen Rhythmus schlägt, während die freibleibenden Flagellen lebhaft vibrieren. Unter normalen Bedingungen geschieht die Geißelbewegung derart schnell, daß sie sich einer genaueren Untersuchung entzieht. Durch die niemals aufhörende Arbeit der Geißeln wird das Tier in wackelnder, die Richtung fortwährend wechselnder Bewegung erhalten.

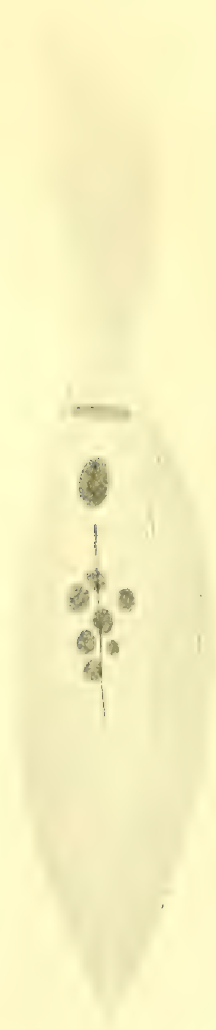
In der unmittelbaren Umgebung des keilförmigen Kelches bzw. des Achsenstabes wird gelegentlich eine Ansammlung von Körnchen, die sich sowohl mit Eisen- wie mit Delafields Hämatoxylin färben, angetroffen (Textfig. 15). Wie schon oben erwähnt, halte ich dieselben nicht für Nahrung. Gegen die Auffassung derselben als Chromidien muß eingewendet werden, daß Beziehungen zum Kernchromatin nicht beobachtet worden sind. Gleichfalls von unbekannter Bedeutung sind große, rundliche bis ovale, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Körper, welche in einem Fall bei vielen Exemplaren ein und desselben Wirtes in der Umgebung des Achsenstabes gefunden wurden

(Textfig. 15, 16). Diese letztgenannten Körper erinnern lebhaft an das von **Prowazek** als Chromidium beschriebene Gebilde, namentlich in der in **Prowazeks** Fig. 60, Taf. III abgebildeten Form (40).



Textfig. 15.

L. striata. Ansammlung von chromatischen Körnchen im Plasma; DELAFIELDs Hämatoxylinfärbung. Vergr. etwa 3600.



Textfig. 16.

L. striata. Körper unbekannter Natur im Plasma; Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. etwa 3600.

Manchmal findet man zwei, seltener drei oder vier Individuen aneinander kleben, in rein äußerer, aber lange andauernder Berührung.

Die Schwimmbewegungen hören dabei nicht auf. Mitunter sind die aneinander klebenden Tiere von verschiedener Größe.

Nicht selten verhältnismäßig begegnet man Mißbildungen, wie z. B. Tieren mit gegabelter hinterer Körperhälfte, dann Tieren mit besonderen Aufsätzen, am Vorderende usw. Bei *L. blattarum* wurden keine Mißbildungen gesehen. Vielleicht steht die relative Häufigkeit derselben bei *L. striata* mit der starren Körperbeschaffenheit im Zusammenhang.

B. Kern- und Körperteilung.

Die Kernteilung im frei beweglichen Zustand des Flagellaten spielt sich im allgemeinen ähnlich wie bei *L. blattarum* ab, im einzelnen aber doch nach einem besonderen Modus. Gemeinsam haben die beiden *Lophomonas*-Arten vor allem die Beteiligung einer extranucleären Centralspindel an der Kernteilung, welch letzterer Vorgang ohne Schwund der Kernmembran verläuft. Unterschiede hingegen ergeben sich in erster Linie in bezug auf das Verhalten der chromatischen Substanz, worin die Kernteilung von *L. striata* sich eher der beschriebenen, in manchen Fällen in Cysten von *L. blattarum* stattfindenden amitotischen Durchschnürung nähert. Ferner ist hervorzuheben, daß während bei *L. blattarum* die Kernteilungsspindel sich mit großer Konstanz senkrecht zum Achsenstab des Flagellaten einstellt, hier die Spindel mit der gleichen Regelmäßigkeit eben die Richtung des Achsenstabes in der Längsachse des Tieres einnimmt.

Die extranucleäre Centralspindel legt sich zu einer Zeit an, wo der Kern noch innerhalb des Kelches eingeschlossen ist, und erscheint in Form eines mit Eisenhämatoxylin sich tief färbenden, den Durchmesser des Kernes nicht übertreffenden, in dessen unmittelbarer Nachbarschaft liegenden Stäbchens (Taf. IX, Fig. 34). Soweit aus den wenigen beobachteten Fällen geschlossen werden kann, ist die Richtung der winzigen Spindelanlage von Anfang an die definitive. Wie bei *L. blattarum* wird der Kern aus dem ihn umschließenden Kelch befreit, dieser letztere bleibt aber hier nur in seinem oberen, die Basalkörper stützenden Teil erhalten, der überwiegende untere Teil des langen keilförmigen Kelches unterliegt offenbar frühzeitig mitsamt dem Achsenstab einer Resorption, und der Kern, der, in der Längsachse des Tieres immer von der Spindelanlage begleitet gegen die Körpermitte hinuntersteigt, kommt direkt frei ins Plasma zu liegen. Die Kernteilung geschieht ungefähr in der Mitte der Körperlänge, doch dem vorderen Pol mehr genähert als dem hinteren. In Fig. 35*a* und *b* ist der Kern noch auf der Wanderung begriffen; die Spindel legt sich über den Kern, an ihren Polen sind in Fig. 35*a* die Centriolen sichtbar, in Fig. 35*b* sind dieselben durch die größeren, bereits vorhandenen Basalkörperanlagen verdeckt. Spindel wie Centriolen werden auf diesen jungen Stadien nur bei starker Überfärbung sichtbar. Wo für das Kerninnere der richtige Grad der Differenzierung erreicht wird, da bleibt die Spindel unsichtbar (Fig. 36*a*–*d*, Fig. 37*e*), sie fehlt aber ganz gewiß nicht, und zumeist bezieht sich das Gesagte auch auf die Basalkörperanlagen, die freilich in Fig. 36*b*, offenbar unter dem Einfluß von Reagenzien, stark geschwollen zu sehen sind. Der Kern streckt sich biskuitförmig in die Länge, an seinen Polen wird je ein Caryosom beobachtet. Diese Caryosome dürften sicher durch Teilung des einheitlichen Caryosoms des Ruhekerns entstanden sein, was aber zu beobachten mir nicht möglich war. In den meisten Fällen läßt sich außer dem im Caryosom reichlich kondensierten Chromatin auch körnchenförmig im Kernsaft verteiltes beobachten. Unter weiterer Streckung des Kernes erfolgt eine hantelförmige Durchschnürung desselben (Fig. 36, 37*a*). Die gleichfalls in die Länge wachsende Spindel spannt sich zwischen den äußeren Polen der Kerne in schwachem Bogen aus (Fig. 36*e*, 37*a*, *b*, *d*, *e* usw.). Außer dem Caryosom sowie dem körnchen- bzw. staubförmigen Chromatin im Kern tritt deutlich an den inneren Polen des Kernes ein vermutlich gleichfalls chromatisches Korn auf (Fig. 37*f*), und dieses scheint aus dem Kern auszutreten, so wenigstens lassen sich die Fig. 37*g*, *h* und *i* erklären. Mit dem Basalkörperapparat, der von den ersten Anlagen an am entgegengesetzten Pol des Kernes sich vorfindet (Fig. 35*b*, 36*b*, 37*a*, 37*i*), hat das genannte Korn nichts zu tun. Über dessen Bedeutung und Schicksal erlauben mir leider die spärlichen Übergangsstadien, die mir zur Verfügung stehen, nichts auszusagen. Zwischen den beiden Kernen, welche distalwärts von den in ihrer Gesamtheit streifenförmig erscheinenden Basalkörperanlagen begleitet werden (ausnahmsweise erscheinen diese letzteren durch Quellung kernähnlich wie in Fig. 37*k*), spannt sich immer die stabförmige Spindel aus. In sehr seltenen Fällen persistiert bis in spätere Stadien der, bei der Kerndurchschnürung von der Kernmembran gebildete, die Kernhälften verbindende Faden (Fig. 38*a*), ähnlich, wie das ja manchmal bei *L. blattarum* beobachtet werden konnte (Taf. VII, Fig. 10*d*). Welche Bedeutung dem großen, neben der streifenförmigen Basalkörperanlage befindlichen Korn zukommt (Fig. 38*a* u. *b*), ist mir nicht klar. Die kleinen Centriolen werden in diesen Stadien zu leicht verdeckt. Auf einem Stadium, wie z. B. dem in Fig. 38*a* und *b* abgebildeten, tragen die Basalkörper bereits mit Bestimmtheit kleine Flagellenschöpfe, welche somit noch nicht polständig sind und welche danach mit den Basalkörpern zusammen eine Wanderung an der Körperoberfläche durchzumachen haben, ähnlich wie das bei *L. blattarum* beschrieben wurde. Die zwischen den Tochterkernen befindliche Plasmazone erscheint während der verschiedenen Phasen des Kernteilungsvorganges heller und körniger als die umgebenden Partien. Bevor noch die Kerne mit dem Basalapparat und Flagellen die definitive Stellung erreichen, bildet sich um einen jeden Kern im Zusammenhang mit der persistierenden stabförmigen Spindel ein Kelch aus, der zur Stütze der Basalkörper wird (Fig. 39*a*). In jedem Kern wird in typischer Lage ein gestreckter Nucleolus bzw. Caryosom sichtbar (ob als direkter Abkömmling des aus der Teilung hervorgegangenen Caryosoms bleibt dahingestellt). Unter Erstarkung des Kelches, des Basalapparates und Wachstum des Flagellenschopfes wird von diesen Organellen die polständige, definitive Lage eingenommen und gleichzeitig der alte in Degeneration begriffene Geißelschopf zur Seite gedrängt, wo er bald zugrunde geht (Fig. 39*b*).

Nach vollendeter Kernteilung wächst der Körper in die Länge und beginnt sich in der Mitte einzuschnüren (Fig. 40). Unter weiterem Fortgang dieser Vorgänge werden Formen gebildet, wo die Tochtertiere, welche nahezu die normale Größe erreicht haben, nur mittels einer schmalen plasmatischen Verbindung untereinander im Zusammenhang bleiben. Diese zusammenhängenden Tochtertiere sind nicht immer starr in gerader Linie hintereinander angeordnet, sondern sie sind mannigfacher Krümmungen fähig (Fig. 41). Durch eine einfache Kontinuitätstrennung in der Mitte der gleichfalls stark in die Länge wachsenden persistierenden Centralspindel wird für jedes Tochtertier die Grundlage des Achsenstabes gewonnen (in Fig. 42 nur bei einem Tochtertier sichtbar). Schließlich trennen sich die Tiere voneinander los. — Es könnte ja diese Art der Körperteilung auf den ersten Blick als eine Querteilung gedeutet werden; das ist aber sicher nicht der Fall, sondern die wachsenden Plasmamassen, anstatt durch die Längsteilungsebene einfach nach rechts und links auseinandergeklappt zu werden, gleiten sozusagen an derselben polarwärts, bis sie sich voneinander lostrennen.

Die bei *L. blattarum* so gewöhnliche multiple Kernvermehrung wurde hier niemals beobachtet.

C. Encystierung.

Zu jeder Jahreszeit, wie bei *L. blattarum*, werden Cysten unter nicht näher kontrollierbaren Bedingungen gebildet, nicht selten in sehr großer Anzahl. Auch hier läßt sich der Übergang vom freibeweglichen Zustand zur Cyste deutlich beobachten. Die für die Encystierung bestimmten Exemplare werden kürzer und nehmen unter Zunahme des Querschnittes eine gedrungenere rundliche Gestalt an (Fig. 43*a*, *b*, *c*). Diese tönnchenartigen Formen, die ja schon von Bütschli beobachtet worden sind, erscheinen zunächst noch mit einer zierlichen regelmäßigen Striatur ausgestattet. Später verliert die Striatur der Körperoberfläche ihre Regelmäßigkeit, löst sich stellenweise ab und läßt das nunmehr körnige Beschaffenheit annehmende Plasma erkennen. Der Flagellenschopf beginnt die ersten Anzeichen einer Reduktion zu verraten, doch sind diese Tiere immer noch gut beweglich. In unmittelbarer Nachbarschaft des Kernes, innerhalb des gleichfalls in Reduktion begriffenen Kelches legt sich die kleine stäbchenförmige Centralspindel an (Fig. 43*a* und *b*). Zu dieser Zeit ungefähr treten in dem ovalen Kern die acht kornförmigen Chromosomen mit einer Deutlichkeit auf, wie sie sonst, mit höchst seltenen Ausnahmen, im Entwicklungscyclus von *L. striata* nicht beobachtet werden (Fig. 43*c*), eine Erscheinung, der wir ja auch bei der Encystierung von *L. blattarum* begegnet waren. Unter Schwund der Flagellen und Reduktion des Basalapparates, sowie der Kelchreste — der Achsenstab ist bereits in Fig. 43*c* nicht mehr sichtbar —, wird die Cystenmembran um den nunmehr regelmäßig rund gewordenen Körper ausgeschieden. Einmal konnte ich im Leben beobachten, wie in diesem geißellosen Zustand die äußere Striatur des Flagellaten über der sich bildenden Cystenmembran in aller Regelmäßigkeit noch erhalten war (Fig. 44); die rund umschriebene helle Stelle im Innern ist sicher nicht der Kern allein. Doch, ob früher oder später, einmal löst sich die äußere Striatur von der eben entstandenen Cyste los, und dann begegnet man Bildern, wie das in Fig. 45 nach dem Leben dargestellte, wo um die neugebildete Cyste herum, wie aufgelöste Bestandteile eines Besens, die Reste der stabförmigen Striatur zerstreut liegen. Damit wird aber die Oberfläche der Cystenhaut nicht vollständig glatt, sondern sie zeigt bei aufmerksamer Betrachtung, wie bei *L. blattarum*, eine feinste etwa in Spirallinie verlaufende Skulptur (Fig. 47*a*). Die gewöhnliche Größe der Cysten schwankt zwischen 0,014—0,016 mm, doch gibt es auch größere. In der neugebildeten Cyste verhält sich der Kern zunächst genau so wie in den Cysten von *L. blattarum*; man findet ihn an der stabförmigen Spindel, welche an den Polen deutliche Centriolen trägt, gleichsam aufgehängt in die Länge gestreckt liegen (Fig. 46). Wie die Kernteilung verläuft, vermag ich mit Bestimmtheit nicht zu sagen. Die zweikernigen Cysten, wo die

Kerne an den Polen der stabförmigen Spindel liegen, bilden wie bei *L. blattarum* den stationären, am leichtesten anzutreffenden Zustand. Das Chromatin der Kerne scheint sich, zum überwiegenden Teil wenigstens, in einem großen Caryosom verdichten zu können (Fig. 48). Die Centriolen an den Polen der Spindel erscheinen bald punktförmig, bald hantelförmig, und nicht selten strecken sie sich unter Bildung einer Centrodesmose ihrerseits zu langgestreckten kleinen Centralspindeln aus (Fig. 49); diese lange persistierenden Gebilde bleiben entweder stabförmig, oder sie krümmen sich kreisförmig, indem sie den Kern umgreifen. Eine Eigentümlichkeit der Cysten von *L. striata* besteht in der früher oder später erfolgenden Umbildung des Plasmas zu faserigen bis stäbchenförmigen feinen Zügen (Fig. 46, 47*b*, 49). Im Gegensatz zu den freibeweglichen Tieren, wo die gröber ausgebildete Striatur, sei es ausschließlich oder doch wenigstens vorwiegend, Produkt der äußeren Plasmaschichten ist, wird in den Cysten die ganze Masse des Plasmas der faserigen Differenzierung unterworfen, so daß der Cysteninhalt etwa an eine dichte Ansammlung von Samenfäden erinnert. Außerdem treten auf einem gewissen Stadium in großer Anzahl kleine chromatische Körner auf (Fig. 50), über deren Genese aus den zwei Kernen ich noch nicht definitiv ins klare gekommen bin. Ob etwa zu je einem Korn eine Faser zugehört, muß vorderhand dahingestellt bleiben. — Nicht unerwähnt sollen vereinzelte Beobachtungen sein, welche eine gewisse Plasticität der Cysten von *L. striata* im Enddarminhalt beweisen; so zeigt die Fig. 51 eine Cyste, die sich in eine feine Spitze auszieht, während in Fig. 52 die Cyste deutliche Anzeichen einer Teilung durch einfache biskuitförmige Durchschnürung trug, wobei die an einer Stelle aufgesprungene Cystenmembran sich an der Durchschnürung zu beteiligen schien. — Von Interesse ist ein vereinzelt gebliebener Cystenbefund aus alten ausgetrockneten Faeces der Küchenschabe (die Cysten von *L. striata* sind ebenso resistent wie diejenigen von *L. blattarum* und bleiben auch in über ein Jahr alten Faeces außer nebensächlichen Schrumpfungen im wesentlichen unverändert erhalten). Die in Rede stehende Cyste (Fig. 53) ließ nach der Fixierung mit der SCHAUDINNschen Lösung und Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin zwei große Kerne mit polständiger Chromatinansammlung erkennen (die Spindel zwischen den Kernen war entsprechend der Behandlungsweise nicht mit gefärbt und nur undeutlich sichtbar) und außerdem im Cystenplasma zerstreut, etwa acht Paare von winzigen, untereinander je durch ein kaum färbbares Fädchen verbundenen Chromatinkörnern, neben einigen andern anscheinend isoliert liegenden Körnchen. Die

Chromatinkörnerpaare erinnern an winzige Kernspindeln. Es dürfte sich hierbei um einen eigentümlichen Kernvermehrungsmodus handeln, wobei die beiden großen durch die starke Spindel verbundenen Kerne sozusagen als Stammkerne (oder polyenergiden Kerne nach der neuen Ausdrucksweise M. HARTMANNs) funktionieren und längere Zeit hindurch ihre Individualität bewahren. Vielleicht sind diese Kernverhältnisse in der Cyste als Vorstufe zur Bildung der zahlreichen chromatischen Körnchen, wie das im Anschluß an die Fig. 50 besprochen wurde, zu betrachten. — Doch gerade diese Fragen erfordern eine weitere genaue Untersuchung, die ich mir hiermit vorbehalte.

III. Schlußbemerkungen.

Wie bekannt, hatte BÜTSCHLI »nur mit großem Bedenken« in der *L. striata* eine von *L. blattarum* differente Species anerkannt und den Verdacht geäußert, »es handle sich hier vielleicht um irgendwelchen, in seiner wahren Bedeutung uns noch unbekannten Zustand der *L. blattarum*« (3). Und dieser Verdacht läßt sich heute noch in Anbetracht der nahen Verwandtschaft und des gleichzeitigen Vorkommens der beiden Formen in demselben Wirtstier nicht endgültig von der Hand weisen. Sicher liegen, nach meinen Untersuchungen, keine Beziehungen der beiden Arten zueinander im freibeweglichen, vegetativen Zustande der Tiere vor. Der Verdacht kann sich aber dennoch auf die aus den Cysten sich entwickelnden Flagellaten beziehen, und eben diese Produkte des Cystenlebens, sowie deren Schicksal haben sich bis jetzt der Untersuchung entzogen. Nach dieser Richtung hin hoffe ich, im zweiten Teil der Arbeit etwas Bestimmtes berichten zu können.

Der Gattung *Lophomonas* schließen sich als nächste Verwandte die Gattungen *Joenia*, *Trichonympha* und *Microjoenia* an. *Lophomonas* Stein wurde von ihrem Entdecker in die Familie der *Monadina* Stein innerhalb der Flagellaten eingereiht (1878). Die von LEIDY im Jahre 1877 und 1881 begründete Gattung *Trichonympha* (Enddarm von *Termes flavipes* N. Amerika und *T. lucifugus* Italien) wurde von diesem Autor nach ganz verfehlter ursprünglicher Deutung (1877 Vermutung von Beziehungen zu rhabdocölen Turbellarien) 1881 als Übergangsform zwischen Gregarinen und Ciliaten angesprochen[1]. Bei seiner Bearbeitung von *Lophomonas* im Jahre 1878 geht BÜTSCHLI auf die systematische Stellung nicht ein; er bezeichnet das Tierchen als das »flagellatenartige

---

[1] Diese letztere Angabe über LEIDY entnehme ich dem BÜTSCHLIschen Protozoenwerk, da mir die ausführliche Arbeit LEIDYs nicht zugänglich war (5, S 1775).

Wesen« (3, S. 258). KENT gründete im Jahre 1880—81 für die Gattung *Lophomonas* die Familie Lophomonadidae E. Kent, welche er unter die Flagellaten stellt und im Anschluß an Trichomonaden, Tetramitiden und Hexamitiden bespricht. Die Familie der Trichonymphidae reihte dieser Autor hingegen unter die Holotricha. Im Jahre 1885 entdeckte GRASSI die Gattung *Joenia* (Enddarm von *Calotermes flavicollis*) und erkannte die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Joenia annectens* zu *Trichonympha agilis* und zu den Lophomonaden; er reihte diese Parasiten aus Termiten in die von ihm im Jahre 1882 unabhängig von KENT für die Gattung *Lophomonas* begründete Familie der Lophomonadidea ein (15, S. 5). Die systematische Stellung der Lophomonadidea ist nach GRASSI (1885) unter Flagellaten, in der Nähe der Trichomonaden, Magosphären, Sinuren und vielleicht auch Mallomonaden; doch deutet nach GRASSI die Vielzahl der Flagellen auf eine Verwandtschaft mit den Ciliaten hin. **BÜTSCHLI** in seiner Bearbeitung der Protozoen für **BRONNS** Klassen und Ordnungen des Tierreichs gibt ursprünglich der Familie der Trichonymphidae (emend.) Leidy 1877, mit den Gattungen *Lophomonas* Stein, *Joenia* Grassi, *Trichonympha* Leidy, *Pyrsonympha* Leidy und *Dinenympha* Leidy den Platz im System als Anhang zu den Ciliata. Erst in einem nachträglichen Zusatz nach Abschluß des Manuskriptes führt **BÜTSCHLI** aus, daß die oben erwähnten Untersuchungen GRASSIS die Beziehungen der Gruppe der Trichonymphidae zu gewissen Flagellaten wesentlich verstärken. »Wären mir dieselben früher bekannt gewesen, so hätte ich die Gruppe wohl unter den Mastigophoren besprochen.« »Und wenn ich auch nicht geneigt wäre, die Trichonympha als Familie den Flagellaten einzureihen, so scheint mir doch sicher, daß sie mit den Ciliata nicht direkt blutsverwandt sind, sondern einen selbständigen Ursprung aus flagellatenartigen Formen nahmen« (5, S. 1776). — Schließlich nach GRASSIS Darstellung aus dem Jahre 1893 umfaßt die Flagellatenfamilie Lophomonadidae Grassi drei Gattungen: 1) *Joenia annectens* Grassi (aus *Calotermes flavicollis*). 2) *Trichonympha agilis* Leidy (aus *Termes lucifugus*). 3) *Microjoenia hexamitoides* Grassi = junge Trichonympha Leidys (aus *Termes lucifugus*). Die Gattung *Dinenympha* Leidy reiht GRASSI in die Familie der Cercomonadidae Grassi, die Gattung *Pyrsonympha* Leidy in diejenige der Pyrsonymphidae Grassi ein (17).

In **DOFLEINS** Lehrbuch (9) werden die Trichonymphidae als Anhang zu den Mastigophora besprochen.

In dem vorliegenden Teil meiner Arbeit gedenke ich nicht den

Umfang und die speziellere systematische Stellung der Familie Lophomonadidae, die ja unzweifelhafte Flagellaten sind, zu erörtern, und zwar aus dem Grunde, weil ich hoffe, in der nächsten Zeit unter Berücksichtigung von neuen bzw. weniger bekannten parasitischen Formen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gruppe auf umfassenderer Basis besprechen zu können. Immerhin hatte die im vorstehenden vermittelte genauere Kenntnis der Gattung *Lophomonas* die Verwandtschaft zu *Joenia* wesentlich bestärkt, wogegen die Vereinigung von *Lophomonas* mit *Trichonympha* fraglicher erscheinen dürfte, worauf schon Bütschli aufmerksam gemacht hatte. Die von Grassi im Jahr 1885 den Lophomonadidae angewiesene Stellung in der Nähe der Trichomonaden, scheint auch heute, nachdem beide Gruppen näher bekannt geworden sind, seine Berechtigung zu haben.

Basel, im Oktober 1009.

Literaturverzeichnis.

1. E. Berliner, Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenkunde. Bd. XV. 1909.
2. F. Blochmann, Bemerkungen über einige Flagellaten. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.
3. O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
4. — Mastigophora. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I. Abt. 2. 1883—87.
5. — Infusoria. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I. Abt. 3. 1887—89.
6. C. Cl. Dobell, Structure and Life-history of Copromonas subtilis. The Quart. Journ. of. micr. Science. Vol. LII. 1908.
7. — Researches on the Intestinal Protozoa of Frogs and Toads. The Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. LIII. 1909.
8. F. Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIV. 1900.
9. — Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena. 1901.
10. P. C. Flu, Über die Flagellaten im Darm von Melophagus ovinus. Arch. f. Protistenkunde. Bd. XII. 1908.
11. A. Foà, Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati II. Processo di divisione delle Triconinfe. Rendic. della R. Accad. dei Lincei, Cl. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.
12. — Ricerche intorno a due specie di flagellati parassiti. Rendic. della R. Accad. dei Lincei, Cl. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.
13. — Due nuovi flagellati parassiti. Rendic. della R. Accad. dei Lincei, Cl. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIV. 1905.

14. B. Grassi, Intorno ad alcuni protisti endoparassitici ecc. Atti della Società Ital. di science nat. Vol. XXIV. 1882. (Dasselbe in franz. Sprache in: Arch. ital. de Biol. T. III. 1883.)

15. — Intorno ad alcuni protozoi parassiti delle Termiti. Atti dell' Accad. Gioenia di Sc. Nat. in Catania. Vol. XVIII. 1885.

16. — Morfologia e sistematica di alcuni protozoi parassiti. Atti d. R. Accad. dei Lincei. Vol. IV. 1888.

17. B. Grassi e A. Sandias, Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Con un appendice sui Protozoi Parassiti dei Termitidi ecc. Catania. 1893.

18. B. Grassi e A. Foà, Ricerche sulla riproduzione dei flagellati. I. Processo di divisione delle Joenie. Rendic. della R. Accad. dei Lincei, Cl. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.

19. M. Hartmann, Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenkunde. Bd. X. 1907.

20. M. Hartmann und S. Prowazek, Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenkunde. Bd. X. 1907.

21. M. Hartmann, Praktikum der Protozoologie, in: Kisskalt und Hartmann, Prakt. d. Bakt. u. Protozoologie. Jena. 1907.

22. C. Ishikawa, Studies of Reproductive Elements. II. Noctiluca miliaris. The Journ. of. the Coll. of Science, Imp. Univ. Japan. Vol. VI. 1894.

23. — Further Observations on the Nuclear division of Noctiluca. The Journ. of the Coll. of Science, Imp. Univ. of Tokyo. Vol. XII. 1898—1900.

24. C. Janicki, Contribuzione alla conoscenza di alcuni protozoi parassiti della Periplaneta orientalis. Rendic. della R. Accad. dei Lincei, Cl. sc. fis., mat. enat. Vol. XVII. 1908.

25. S. Kent, A Manual of the Infusoria. London. 1880—82.

26. J. Keuten, Die Kernteilung von Euglena viridis Ehrenberg. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.

27. G. Keysselitz, Studien über Protozoen. Arch. f. Protistenkunde. Bd. XI. 1908.

28. G. Klebs, Flagellatenstudien I und II. Diese Zeitschr. Bd. LV. 1893.

29. J. Kunstler, Notice sur les téguments des microorganismes. Arch. d'anat. micr. T. VI. 1904.

30. R. Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig. 1896.

31. J. Leidy, On Intestinal Parasites of Termes flavipes. Proc. Acad. of Natural Sc. of Philadelphia. 1877.

32. — The Parasites of the Termites. Journ. of Acad. nat. sc. Philadelphia. Vol. VIII. 1881.

33. H. N. Mayer, Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Archiv f. Protistenkunde. Bd. II. 1903.

34. R. Metzner, Untersuchungen an Megastoma entericum Grassi aus dem Kaninchendarm. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

35. H. Plenge, Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten usw. Verh. Naturhist.-med. Vereins. Heidelberg. Neue Folge. Bd. VI. 1899.

36. S. Prowazek, Notiz über die Trichomonas hominis (Davaine). Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902.

37. — Flagellatenstudien. Archiv f. Protistenkunde. Bd. II. 1903.

38. — Die Kernteilung des Entosiphon. Archiv. f. Protistenkunde. Bd. II. 1903.

39. — Die Entwicklung von Herpetomonas. Aus d. Kais. Gesundheitsamte. Bd. XX. 1904.

40. — Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. aus. d. Kais. Gesundheitsamte. Bd. XXI. 1904.

41. — Studien über Trypanosomen. Arb. aus dem Kais. Gesundheitsamte, Bd. XXII. 1905.

42. S. v. Prowazek und H. Beaurepaire Aragao, Weitere Untersuchungen über Chlamydozoen. Münchn. mediz. Wochenschr. 1909.

43. Fr. Schaudinn, Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. aus dem Kais. Gesundheitsamte. Bd. XX. 1904.

44. G. Senn, Flagellata, in: Engler und Prantls natürlichen Pflanzenfamilien. 202 u. 203. Lfg. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1900.

45. F. Stein, Über die neue Gattung Lophomonas. Sitzungsber. der Kgl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag. 1860.

46. Fr. Ritter v. Stein, Der Organismus der Infusionstiere. III. Abteilung. Leipzig. 1878.

47. v. Wasielewski und G. Senn, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankh. Bd. XXXIII. 1900.

48. C. M. Wenyon, Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenkunde. Suppl. I. 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Mit wenigen Ausnahmen sind die Abbildungen mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparats entworfen. Wo nicht besondere Angaben erwähnt, beziehen sich die Figuren auf Präparate, die in Schaudinnscher Lösung fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind (mitunter mit Eosinnachfärbung).

Für fast alle Figuren gilt die Vergrößerung 2900.

Tafel VI.

Lophomonas blattarum Stein.

Fig. 1*a*, *b*. Zwei Individuen in gewöhnlichem Zustand in zweierlei Ansicht.

Fig. 1*c*. Halbschematische Aufsicht auf das Vorderende (ohne Flagellen).

Fig. 2*a*—*e*. Verschiedenes Verhalten einer nucleolusartigen Chromatinansammlung im Kern.

Fig. 3. Fragment aus den zwei Basalkörnerreihen.

Fig. 4*a*. *b*. Fortsetzung eines Bündels der Achsenstabfibrillen bis in die Nähe der Basalkörner. Der Kern der betreffenden Individuen ist zum Zweck der Kernteilung aus dem Kelch ausgewandert.

Fig. 5*a*, *b*. Streifenförmige (spiralige?) Gebilde an der Kelchbasis von unbekannter Bedeutung.

Fig. 6. Eine »reduzierte« Form.

Fig. 7*a*—*c*. Die erste Phase der Kernteilung: Anlage der extranucleären Spindel mit Centriolen und Auflockerung des Kelchs.

Fig. 8*a*—*d*. Die zweite Phase der Kernteilung: Wanderung des Kernes vom Kelch aus nach dem hinteren Körperpol; Auftreten der Basalkörneranlage (Fig. 8*c*, *d*) und der neuen Flagellenschöpfe (Fig. 8*d*).

Fig. 9*a*, *b*. Siehe Taf. VII.

Tafel VII.

Lophomonas blattarum Stein.

Fig. (9*a*, *b*) 9*c*—*k*. Die dritte Phase der Kernteilung: Einstellung des Kernes in die definitive für die Kernteilung bestimmte Lage; Anordnung der Chromosomen in Reihen einer Spindelfigur. (Fig. 9*h*, *k*; doch keine innere achromatische Spindel vorhanden!)

Fig. 10*a*—*d*. Die vierte Phase der Kernteilung: Kerndurchschnürung und Zusammentreten der Chromosomen zu streifenförmigen, gegen das außenliegende Centriol bzw. gegen den Spindelpol konvergierenden chromatischen Gebilden (in Fig. 10*b* und 10*d* die Centriolen neben den Basalkörneranlagen sichtbar).

Fig. 11*a*—*f*. Die fünfte Phase der Kernteilung: Die Tochterkerne mitsamt den zugehörigen Basalkörner- bzw. Flagellenanlagen beginnen ihre Lage am hinteren Körperpol in oberflächlichen Gleitbewegungen mannigfach zu wechseln; Wiederauflösung der chromatischen Streifen in chromatische Körner, welcher Vorgang in den beiden Kernen nicht gleichzeitig verläuft.

Fig. 12*a*, *b* u. 13*a*, *b*. Fortschreitende Entwicklung der neuen Flagellen, Basalkörner, des Kelches und des Collare an den zwei Tochterkernen. In Fig. 13*b* Degeneration des alten Achsenstabes mit Kelch, Basalkörnern und Flagellen.

Fig. 14. Ein zweikerniges Individuum mit verdoppeltem Axial-Kelch- und Basalapparat.

Fig. 15. Ein zweikerniges Individuum in synchron verlaufender Teilung der beiden Kerne.

Tafel VIII.

Lophomonas blattarum Stein.

Fig. 16. Ein vierkerniges Individuum mit den vier entsprechenden in Entwicklung begriffenen Organellenkomplexen und mit den zwei alten Flagellenschöpfen, Achsenstäben usw.

Fig. 17*a*, *b*, 18*a*, *b* u. 19. Vorbereitung zur Encystierung; in Fig. 18*a*, *b* Auftreten der extranucleären Spindelanlage.

Fig. 20*a*. Cyste bei höherer bzw. tieferer Einstellung des Tubus; darunter halbschematisch der Verlauf der Spindel in einer Furche des Kernes.

Fig. 20*b*. Cyste; die Spindelachse fällt mit der Tubusachse zusammen.

Fig. 21. Cyste nach dem Leben, auf die Oberfläche der Cystenhaut eingestellt.

Fig. 22*a*—*c*. Cyste; Streckung des Kernes an der Spindel entlang. An den Spindelpolen Centriolen.

Fig. 23*a*, *b*. Cyste; Kernteilung (mitotische?).

Fig. 24*a*—*f*. Zweikernige Cysten; in Fig. 24*e* ausnahmsweise eine große Nahrungsvacuole mit Bakterien.

Fig. 25*a*—*d*. Teilung der zwei Cystenkerne auf dem Wege einer einfachen Durchschnürung (Fig. 25*d* mit Delafields Hämatoxylin gefärbt).

Fig. 26*a*—*d*. Teilung der zwei Cystenkerne und Bildung vierkerniger Cysten unter Beteiligung von Spindeln und unter Verlust der Spindel vom ersten Teilungsschritt (die Fig. 26*d* mit Delafields Hämatoxylin gefärbt).

Fig. 27. Beginnende weitere Teilung der vier Cystenkerne.

Fig. 28. Abnorme Cyste mit drei Kernen und dreipoligen Spindeln.

Fig. 29*a*, *b*. Cysten aus alten ausgetrockneten Excrementen der *Periplaneta*; nach dem Leben.

Lophomonas striata Bütschli.

Fig. 30. Ein Individuum nach dem Leben.

Fig. 31—33*b*. Individuen im gewöhnlichen Zustande (in Fig. 33*a*, *b* nach Fixierung mit Hermannscher Lösung und Färbung mit Delafields Hämatoxylin).

Tafel IX.

Lophomonas striata Bütschli.

Fig. 34. Anlage der extranucleären Spindel am Kern.

Fig. 35*a*, *b*. Wanderung des Kernes mit seiner Spindel zum Zweck der Teilung gegen die Körpermitte; in Fig. 35*a* Centriolen an den Spindelpolen, in Fig. 35*b* Basalkörneranlagen.

Fig. 36*a*—*c* u. 37*a*—*l*. Verschiedene Stadien der Kernteilung.

Fig. 38*a*, *b*. Deutliches Auftreten von Basalkörneranlagen.

Fig. 39*a*, *b*. Ausbildung der Basalkörner, Flagellenschöpfe usw. an zweikernigen Exemplaren unter Degeneration des alten Flagellenschopfes, Kelches usw.

Fig. 40 u. 41. Beginn der Körperteilung; nach dem Leben.

Fig. 42. Fortschreiten der Körperteilung.

Fig. 43*a*—*c*. Vorbereitung zur Encystierung mit Auftreten der extranucleären Spindelanlage.

Fig. 44. Ein Individuum nach Verlust der Flagellen unmittelbar vor der Encystierung; nach dem Leben.

Fig. 45. Encystierung; nach dem Leben.

Fig. 46. Cyste; die Spindel mit Centriolen.

Fig. 47*a*, *b*. Zweikernige Cyste bei höherer bzw. tieferer Tubuseinstellung; nach dem Leben.

Fig. 48—52. Verschiedene Cysten.

Fig. 53. Cyste aus alten ausgetrockneten Excrementen der *Periplaneta* (Färbung: Delafields Hämatoxylin).

Über den feineren Bau des Follikelepithels bei den Cephalopoden.

Von

Prof. C. Saint-Hilaire
(Jurjew-Dorpat, Rußland).

Mit Tafel X.

Die Eier der Cephalopoden haben eine dicke Hülle, die nach Bergmann (2) aus drei Schichten besteht: ein Überzugsepithel, ein Follikelepithel und zwischen den beiden — eine Bindegewebeschicht. Die Bindegewebeschicht bildet, wie bekannt, Falten, die tief in den Dotter eindringen und mit einer Schicht des Follikelepithels bekleidet sind. Bei Octopoden gehen die Falten parallel der Achse des Eies, bei den Decapoden bilden sie ein Netz.

Außer den älteren gibt es mehrere neuere, ausführliche Arbeiten über die Histologie der Eierstöcke bei den Cephalopoden, wie z. B. die von Bergmann (2, 3), von Schweickardt (4) und Mlle M. Loyez (5). Doch ist mir beim Studium derselben aufgefallen, daß nirgends eine Beschreibung des feineren Baues der Follikelzellen zu finden war, obgleich sie ein eingehendes Studium verdienen.

In all diesen Arbeiten finden wir Hinweise auf das Vorhandensein einer großen Anzahl von Vacuolen in den Follikelzellen, auch Zeichnungen derselben sind vorhanden. Aber es erweist sich, daß das keine eigentlichen Vacuolen sind, sondern ein ganzes System von intracellulären Gängen, die sehr verwickelt sind. Es war zu hoffen, daß die Erforschung dieser Gänge auch in die noch ganz dunkle Frage über die Entwicklung des Dotters und des Chorions im Ei der Cephalopoden Licht bringen würde. Am kompliziertesten ist dieses System bei *Eledone.* Leider bietet jedoch gerade dieses Tier der Erforschung des Baues der Follikelzellen einige technische Schwierigkeiten in dem Sinne, daß alle Eier im Eierstock gleichzeitig ungefähr denselben Grad der Entwicklung haben (Brock [1]).

Zur vorliegenden Arbeit benutzte ich das Material, das ich in Triest auf der Zoologischen Station fixiert hatte. Hiermit sage ich der Leitung der zoologischen Station meinen verbindlichsten Dank für die mir bewiesene Gastfreundschaft. Ich nahm Eierstöcke von *Eledone*, *Loligo* und *Sepiola* und fixierte sie auf verschiedene Weise: in Sublimat-Essigsäure, in Kalibichromat mit Osmiumsäure (GOLGI), in 10%igem Formalin und in dem Gemisch von TELLYESNICZKY.

All diese Fixierungsmethoden geben gute Resultate. Aus diesem Material fertigte ich dann Celloidin- und Paraffinschnitte an (hauptsächlich letztere). Die Paraffinschnitte wurden gefärbt mit HEIDENHAINS Hämatoxylin und Fuchsin S oder ohne letzteres, mit BÖHMERS Hämatoxylin, mit Thionin-Eosin, Toluidinblau-Eosin und Thiazinrot (nach HOLMGREN) u. a.

Das Studium dieser Gänge ist recht schwierig, dank ihrer Kompliziertheit. Vor allem muß bemerkt werden, daß der Bau des Plasmas im oberen Teile der Zellen (d. h. über den Kernen) sich bedeutend von dem im unteren Teile unterscheidet.

Die Grenze zwischen den Follikelzellen und dem darunterliegenden Bindegewebe ist bei *Eledone* undeutlich und uneben. Das Plasma der Epithelzellen ist deutlich sichtbar, da es die merkwürdige Eigenschaft hat, sich mit basischen Farbstoffen, wie Hämatoxylin, Thionin, Methylenblau usw. zu färben. Das dunkel gefärbte Plasma zeigt auch bei stärkerer Vergrößerung keinerlei bestimmte Struktur. Es erscheint feinkörnig. An solchen Präparaten (Fig. 1) sehen wir, daß der untere Teil der Zellen wie gestrichelt erscheint, denn über den dunklen Grund ziehen sich viele ganz schmale, helle Streifen. Sie liegen im allgemeinen parallel zueinander, doch verzweigen sie sich öfters, oder richtiger gesagt, mehrere Streifen, die an der Basis der Zelle entspringen, vereinigen sich nachher zu einem breiteren Gang. Diese letzteren münden oft in ein größeres Bläschen, das in gleicher Linie mit dem Kern liegt, wie aus dem rechten Teil der Fig. 1 ersichtlich. Im untersten Teile des Epithels, der an das darunterliegende Gewebe stößt, bilden die Streifen eine Art Geflecht. Auf einigen Schnitten vom Eierstock von *Eledone* scheint dieser Teil von dem darüberliegenden durch einen queren, hellen Strich getrennt zu sein, der offenbar nichts andres vorstellt, als quere Äste dieses Geflechts.

Auf Präparaten vom Follikelepithel von *Eledone* sind im unteren Teil der Zellen dunkelgefärbte Streifen, die zwischen den ungefärbten liegen, sichtbar (Fig. 10). Offenbar ist das das festere Plasmagerüst.

Ähnliche Fäden, nur von etwas anderm Aussehen, finden wir in den Zellen von andern Cephalopoden, z. B. bei *Sepiola* (Fig. 9), die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind.

Ein ganz andres Aussehen haben die höherliegenden Gänge. Sie haben eine sehr unregelmäßige Form, ihre Breite ist durchaus ungleichmäßig, sie vereinigen und verästeln sich oft. Trotzdem existiert ein Zusammenhang entweder unmittelbar mit den unteren Gängen, oder mittelbar durch die Bläschen. Es fragt sich nun, ob diese oberen Gänge auch mit der Oberfläche des Epithels verbunden sind. Die Follikelzellen haben immer eine scharfe Grenze, ähnlich einer Hülle. Die Gänge stoßen nicht direkt an diese Hülle, sondern sie fließen erst zusammen (siehe Fig. 1). Bei Betrachtung dieser Gänge bei sehr starker Vergrößerung bemerkt man, daß sie mit Körnern oder Bläschen angefüllt sind, die sich leicht mit Eosin oder ähnlichen Farbstoffen färben (Fig. 2). Es steigt die Frage auf, ob es sich hier um echte intracelluläre Kanälchen handelt, oder ob das ein differenziertes Plasma ist. Kanälchen im eigentlichen Sinne des Wortes, wie wir sie z. B. in den Zellen der Pepsindrüsen und andrer Drüsen finden, können wir sie nicht nennen, da sie nicht nach außen münden. Anderseits ist es klar, daß sie mit eigentümlichen Massen angefüllte Gänge in den Zellen bilden.

Auf Präparaten, die mit Fuchsin nach Weigert zur Färbung der elastischen Fasern gefärbt worden sind, sind die unterliegenden Gänge nicht sichtbar, aber an ihrer Stelle befinden sich Reihen von dunklen Körnern (Fig. 12). Das beweist, daß auch hier die Gänge mit einer Substanz angefüllt sind, die sich auf die angegebene Art färben läßt.

Die Untersuchung andrer Cephalopoden, *Sepiola* und *Loligo*, zeigt, daß das Bild der intracellulären Gänge in den Zellen des Follikelepithels ähnlich ist. Nur ist bei ihnen die untere Grenze des Epithels recht deutlich.

Interessant sind Querschnitte durch die Epithelzellen, da auf ihnen deutlich die Beziehungen der Zellgänge untereinander und zu den Kernen sichtbar sind.

Vor allem muß darauf hingewiesen werden, daß ich an späteren Entwicklungsstadien, ungeachtet der größten Anstrengung, die Grenzen zwischen den Zellen des Follikelepithels nicht sehen konnte. Das bestätigt die Hinweise andrer Autoren, z. B. M. Loyez u. a., welche sagen, das Follikelepithel sei ein Syncytium.

Schnitte durch das Epithel im oberen Teil geben ein Bild des Netzes, das dadurch entsteht, daß die Zellgänge durchsichtig sind, während das Zellplasma stark gefärbt ist. Gewöhnlich sehen die helleren Partien, die Zellgänge, sehr merkwürdig aus (siehe Fig. 3 und 4). Die erste Figur gibt einen Querschnitt durch die Eihülle von *Eledone*, die zweite die von *Loligo* wieder. Sie sind verschieden: bei *Eledone* sind die hellen Teile stärker miteinander verschmolzen und bilden ein Ganzes, während sie bei *Loligo* isoliert sind. Ihre Gruppierung ist auch verschieden. Die hellen Stellen sind, wie wir wissen, mit Körnern und Bläschen angefüllt. Ich habe sie nicht hineingezeichnet, um das Ganze übersichtlicher zu machen.

Betrachten wir dagegen die Ebene, auf der die Kerne liegen, so ändert sich das Bild bedeutend. Wir sehen bei *Sepiola* und *Loligo* eine große Anzahl feiner Gänge sich nach allen Richtungen im Protoplasma erstrecken (Fig. 5). Diese Gänge gehen auch nach oben, und daher sehen wir sie zwischen den durchsichtigen Gängen.

Bei *Eledone* sehen wir auf Querschnitten durch Follikelzellen zwischen den dicht beieinander liegenden Kernen mehr helle Stellen (Fig. 6). Diese hellen Stellen entsprechen entweder größeren Plasmagängen oder Bläschen, in die feine Gänge münden. Nur in nächster Nähe der Kerne ist dunkles Plasma sichtbar. Dieses Bild können wir uns leicht vorstellen, wenn wir uns einen Schnitt quer durch das Epithel beim Kern auf Fig. 1 denken. Weder über den Kernen, noch in gleicher Linie mit ihnen sehen wir deutlich die Zellgrenzen.

Betrachten wir die Basis der Zellen, so ändert sich wieder das ganze Bild. Hier sehen wir keine Gänge mehr, sondern eher Spalten, die sich ohne besondere Anordnung nach allen Seiten hinziehen. Das gefärbte Plasma liegt auch in ganz unregelmäßigen Figuren. Eine ganz genaue Wiedergabe dieses Bildes kann ich dank seiner Kompliziertheit nicht bringen; einige Vorstellung davon gibt Fig. 7, das Epithel von *Sepiola*.

Die Sache ist so sehr verwickelt, erstens durch das schon früher erwähnte Geflecht von Gängen, und zweitens durch das Hineinragen des darunterliegenden Gewebes ins Epithel. Über diese Erscheinung muß ich noch einiges sagen.

Unter anderm zieht auch das eigentümliche Verhältnis zwischen Fäden, die sich mit HEIDENHAINS Hämatoxylin färben lassen, und den Gängen die Aufmerksamkeit auf sich (Fig. 9). Die Fäden finden wir bei *Sepiola* auf Fig. 7 in Form von Punkten oder Linien in Quer- und Schrägschnitten. Sie ziehen anscheinend in der Richtung der Achse der Gänge.

Sie scheinen aber in keiner Beziehung zum daruntergelegenen Gewebe zu stehen. Wenigstens ist es mir nicht gelungen, irgend einen Zusammenhang zwischen ihnen zu finden. Es sind intracelluläre Gebilde.

Man kann annehmen, daß das unten liegende Gewebe seine Auswüchse zu den Epithelzellen entsendet. In dem Bindegewebe, das die in das Ei hineinragenden Epithelfalten stützt, befinden sich Fasern, die der Epitheloberfläche parallel laufen und sich mit HEIDENHAINS Hämatoxylin und andern Farbstoffen färben. Aber ich habe nicht gesehen, daß sie bis zur Basis des Epithels reichten. Ich habe zum Färben Thiazinrot gewählt und es mit Toluidinblau kombiniert, wie HOLMGREN (7) es zum Färben der Membranellen zwischen den Epithelzellen empfiehlt. In unserm Falle waren solche natürlich nicht zu erwarten, da zwischen den Epithelzellen keine Grenzen zu sehen sind, aber man konnte annehmen, daß die Fasern ins Epithel eindringen. Auf Fig. 11 ist solch ein Präparat von *Eledone* abgebildet, wobei die unter dem Epithel befindlichen dunklen Linien die Fasern bezeichnen, die sich mit Thiazinrot färben. Keine von ihnen reicht bis in das Epithel.

Im Bindegewebe unter dem Epithel sind ziemlich große Kerne in geringer Anzahl vorhanden. Sie gehören natürlich zu diesem Gewebe, aber es ist mir nicht gelungen, die Zellgrenzen zu sehen. Sie stehen in keiner Beziehung zum Epithel.

Unter dem stark mit Toluidinblau gefärbten Epithel liegt ein heller Streifen, der kaum gefärbt ist. Er liegt in großen Falten, die etwas ins Epithel hineinragen. Diese Falten ragen auch in die unteren Teile der Epithelzellen.

Was stellt nun dieser helle Streifen vor? Ich glaube, daß es die Membrana limitans ist, die bei *Eledone* in Falten liegt, bei *Loligo* und *Sepiola* dagegen ziemlich eben ist.

Man könnte noch annehmen, daß in das Epithel andre Kanäle münden, z. B. Lymphgänge, als Fortsetzung jener, die im Bindegewebe unter dem Epithel gut sichtbar sind.

Auf Grund meines Materials ist diese Annahme zurückzuweisen. Die Lymphgänge sind deutlich zu sehen, aber ihr Eintreten ins Epithel habe ich nicht gesehen.

Am Grund der Zellen finden wir bei *Eledone* oft recht große durchsichtige Bläschen, wie sie auf Fig. 10 abgebildet sind. Sie kommen auch im Plasma über dem Kern vor.

Es ist charakteristisch, daß sie gewöhnlich in ganz bestimmter Entfernung von der Zellbasis liegen (siehe Fig. 10), und wenn viele davon vorhanden sind, bilden sie eine geschlossene Reihe.

Ihre Wände sind ziemlich fest, und zuweilen liegen im Plasma in ihrer Nähe besonders gefärbte Schichten. Die Bläschen erscheinen immer hohl, sogar auf mit WEIGERTS Fuchsin gefärbten Präparaten (Fig. 12).

Wenn man die Mikrometerschraube dreht, erscheinen diese Bläschen mitunter länglich. Wahrscheinlich sehen wir hier eine Reihe sehr dicht liegender Bläschen, wenigstens habe ich nie beobachtet, daß ein Bläschen sich in eine Röhre verwandelt hätte.

In jedem Falle muß zugegeben werden, daß es sich hier um Gebilde sui generis handelt.

Es wäre natürlich recht wichtig, zu verfolgen, wie diese komplizierte Struktur der Follikelzellen entstanden ist.

In den allerjüngsten Entwicklungsstadien des Eies besteht die Follikelschicht aus niedrigen Zellen mit völlig durchsichtigem Protoplasma. Späterhin wächst die Anzahl der Zellen sehr rasch; das Ei dagegen wächst recht langsam. Daher werden die Zellen schmäler und höher und nehmen die Form eines Prismas an. Im Epithel bilden sich Falten. Das Protoplasma wird merklich fester und wird feinkörnig. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen werden immer unsichtbarer und verschwinden endlich ganz.

In solchen prismatischen Zellen erscheinen vor ihrer Verschmelzung miteinander im oberen Teil der Zellen über dem Kern kleine Bläschen; besonders deutlich ist das an dem mit Toluidinblau oder Thionin gefärbten Eierstock von *Sepiola* zu sehen (Fig. 13). Dasselbe sieht man auch auf Querschnitten durch diese Zellen, wie aus Fig. 14 ersichtlich. Bei einigen sind die Kerne sichtbar, bei andern nicht. Die intracellulären Gänge sind von recht verschiedener Form. In der Nähe des Kernes verlaufen ein oder zwei Gänge, selten mehr. Zwischen den Zellen gibt es spaltförmige Hohlräume, doch ist es mir nicht gelungen, ihre Verbindung mit den inneren zu finden. Daher müssen wir zugeben, daß die oben beschriebenen über den Kernen liegenden Gänge intracelluläre Gebilde vorstellen.

Sehr viel schwerer ist es, den Ursprung der Kanälchen an der Basis der Zellen zu sehen, da das Protoplasma hier in den jungen Zellen sehr locker ist (Fig. 13). Soweit man sehen kann, ist die Entstehungsweise der Kanäle dieselbe, wie oben beschrieben.

Ich habe noch nichts von den Kernen gesagt. Während des Wachsens der Zelle können wir an ihnen recht bedeutende Veränderungen bemerken. Gleichzeitig mit der Zelle vergrößern sie sich bedeutend, das Chromatinnetz wird dicker (siehe Fig. 19, 20, 21). Aber besonders charakteristisch ist die Veränderung der Kernkörperchen. Sie nehmen einen bedeutenden Teil des Kernes in den entwickelten Zellen ein und sind in der Mehrzahl vorhanden. Ihre Form ist durchaus charakteristisch für jede Cephalopodenart. Ich weise z. B. auf meine Abbildungen hin, wo der Bau der Kerne von *Eledone* (Fig. 10), *Sepiola* (Fig. 21) und *Loligo* (Fig. 8) abgebildet ist.

Offenbar spielt der Kern in der Tätigkeit des Epithels eine große Rolle. Derartig geformte Kerne mit großen Kernkörpern sind überhaupt charakteristisch für Zellen, in denen ein energischer Stoffwechsel vor sich geht.

Das von uns untersuchte Follikelepithel ist ein recht lebhaft tätiges Gewebe. In ihm findet ein sehr starker Stoffwechsel statt, denn es vermittelt das Material zur Bildung des Dotters im Ei und des Chorions.

Sehr interessant ist die Frage nach dem Anteil, den die Epithelzellen am Aufbau des Chorions und des Dotters haben.

SCHWEICKART (4) (bei *Sepiola*) nimmt an, daß das Chorion auf Kosten gewisser von besonderen Bläschen sich bildenden Ausscheidungen entsteht, deren Substanz sich allmählich in diejenige des Chorions verwandelt. Nach LOYEZ (5) erscheint das Chorion in Form winziger Körnchen, die sich aus einer ursprünglich flüssigen Substanz differenzieren, welche vom Follikelepithel ausgeschieden wird. Auch das Plasma des Eies nimmt an der Chorionbildung teil.

Die weitere Entwicklung des Chorions erscheint nach den Angaben von BERGMANN (2), M. LOYEZ (5) u. a. indem die einzelnen Körner, aus denen es zuerst bestand, größer werden und allmählich verschmelzen. Die genannten Autoren bilden das Chorion auf Querschnitten so ab, wie bei mir auf Fig. 15; es besteht scheinbar aus regelmäßigen Teilchen, die durch kleine Zwischenräume getrennt sind. In Wirklichkeit geht der Prozeß der Chorionentwicklung etwas anders vor sich.

Die Körnchen des Chorions färben sich leicht mit Eisenhämatoxylin und sind daher deutlich sichtbar. Körner, die denen im Chorion ähneln, sind in den Epithelzellen nicht zu sehen. Daraus können wir schließen, daß sie keinen unmittelbaren Anteil an der Entwicklung des Chorions nehmen (gegen SCHWEICKART [4]). In den ersten Entwicklungsstadien des Epithels hat M. LOYEZ (5) eine zarte Membran gesehen, die später resorbiert wird.

Es ist mir gelungen, auch eine feine Cuticula zu sehen, die mit kleinen, aus den Zellen stammenden Bläschen besät war. Ich bin der Ansicht, daß diese Cuticula die Grundlage zur Bildung des Chorions ist, in der sich die ersten allmählich anwachsenden Chorionkörnchen ablagern. Die Körner verschmelzen und bilden eine Art von Netz, das aus einer festen Substanz besteht und nur auf Flächenschnitten sichtbar ist

(Fig. 16). Auf das netzförmige Aussehen des Chorions hat schon Brock 1879 hingewiesen, aber in späteren Arbeiten habe ich diese Hinweise nicht gefunden. Das also, was auf den Querschnitten des Chorions für einzelne Körner gehalten worden war, ist nichts andres, als Querschnitte der Netzbalken. Die Lücken aber zwischen diesen Körnern sind die Maschen des Netzes.

Diese Zwischenräume verengern sich immer mehr und mehr und sind, wenn die Bildung des Eies vollendet ist, ganz verwachsen.

Das Wachstum des Chorions kann man mit dem der Eischale (bei Vögeln, Reptilien u. a.) vergleichen; der Unterschied ist nur der, daß die Eischale sich durch die Ausscheidungen der Drüsenzellen im Eileiter bildet, während hier die Zellen des Follikelepithels dazu dienen. Aber dort sowohl wie auch hier sondern die Zellen das Material zur harten Ablagerung ab. Ungefähr denselben Gedanken äußert Mlle M. Loyez in ihrer Arbeit. Sie meint, das Chorion entstehe aus den chemischen Stoffen, die das Epithel ausscheidet und die ins Ei übergehen.

Um festzustellen, ob zwischen dem Chorionnetz und der Lage der Gänge in den Epithelzellen ein Zusammenhang vorhanden ist, zeichnete ich die Querschnitte letzterer und des Chorions und verglich sie miteinander (Fig. 3—16 und 17).

Besonders auf Fig. 17 (*Sepiola*) kann man sehen, daß die dunkelgezeichneten Figuren, die die Elemente des Chorions darstellen, andern dunklen (schwächer gezeichneten) Figuren im andern Teil der Zeichnung entsprechen. Die letztgenannten Figuren geben die mit Thionin gefärbten Plasmateile in den Epithelzellen im Querschnitt wieder.

Den hellen Gängen, die mit Bläschen und Körnern angefüllt sind, d. h. den oberen intracellulären Gängen, entsprechen die Maschen des Chorionnetzes. Dasselbe, wenn auch etwas undeutlicher, ist auf Schnitten von *Eledone* zu sehen (Fig. 3 und 16). Hier bildet das Chorion auch ein festes Netz mit kleinen Zwischenräumen, die ihrer Lage und ihren Umrissen nach den hellen Stellen auf Fig. 3 entsprechen.

Die Ansichten über die Entstehung des Dotters bei den Cephalopoden sind recht unbestimmt. So sagt z. B. M. Loyez (5) auf sehr unklare Weise: »La formation du vitellus chez les Cephalopodes est le résultat de la sécrétion des cellules folliculaires« (S. 357). Dabei bildet sich der Dotter unabhängig vom Plasma, zuerst in Form einer homogenen Flüssigkeit, die später in polygonale Körper zerfällt, aus denen sich dann erst die echten Dotterkügelchen entwickeln.

Der Dotter ist bei den Cephalopoden recht flüssig, besonders bei *Eledone*. Er besteht (wie man aus Schnitten sich überzeugen kann) aus einer feinkörnigen Masse mit eingestreuten größeren Bläschen mit flüssigem Inhalt. Solche Bläschen finden wir in frühen Entwicklungsstadien des Eies gewöhnlich in der Nähe des Epithels.

Bei *Sepiola* liegen sie viel dichter; sowohl sie, wie auch der ganze Dotter, färben sich mit sauren Farbstoffen: Fuchsin S und Eosin.

Die angeführten Tatsachen haben mich auf den Gedanken gebracht, diese Bläschen könnten ein Produkt der Epithelzellen sein. Das wird auch bestätigt durch folgende Fakta: auf einem Eierstockpräparat von *Sepiola* fand ich das Bild, das ich auf Fig. 15 und 18 wiedergebe. Auf dem ersten kann man deutlich sehen, daß sich zwischen den Körnern, die das Chorion bilden, kleinere und größere Tropfen absondern. Ich erinnere daran, daß zu dieser Zeit das Chorion schon ein durchlöchertes Häutchen darstellt, durch dessen Öffnungen die Bläschen herauskommen. Auch **Bergmann** (3) fand bei *Lohigo* Ausläufer der Epithelzellen, die das Chorion durchsetzen.

Das Hervortreten der Bläschen sieht man auch auf Fig. 18, wo sie sich im Chorion selbst ansammeln, als hätten sie nicht die Möglichkeit, nach außen zu gelangen. Nur einige von ihnen dringen in den Dotter ein.

Ganz von selbst drängt sich die Annahme auf, diese Bläschen, die in besonderen Gängen im Zellenplasma sich befinden, wie auf Fig. 2 abgebildet, könnten die Zellen verlassen und in den Dotter übergehen.

Dieselbe Ansicht von der Bildung des Dotters aus Follikelepithel herrscht auch vielfach in bezug auf andre Tiere. Ich will hier keine Literatur über diese Frage anführen, da es meine Arbeit zu stark erweitern würde.

Dasselbe wird auch noch dadurch bestätigt, daß der Bau des Follikelepithels sich ganz verändert, sobald das Ei sich gebildet und das Chorion sich in ein kompaktes Häutchen verwandelt hat. Zuerst häufen sich die Körner in den intracellulären Gängen an. Wie auch M. **Loyez** (5) beschrieben hat, verliert das Zellplasma seine komplizierte Struktur und wird gleichmäßig körnig. Auch die Kerne verändern sich; das Chromatinnetz wird fester und zerschmilzt sozusagen (Fig. 22). Die Kernkörperchen verändern sich auch allmählich, da das Epithel aufhört, das Chorion zu bilden und das Ansammeln von Nährmaterial im Dotter zu bewerkstelligen. Ebenso verändert sich der Bau der Epithelzellen vollständig.

Bei Behandlung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der oben beschriebenen intracellulären Gebilde denkt man auch unwillkürlich an die Trophospongien von **Holmgren.**

Wenn man meine Zeichnungen mit denen von HOLMGREN (7, 6) vergleicht, findet man eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den oben beschriebenen Gebilden und den Trophospongien.

Diese Ähnlichkeit liegt hauptsächlich in der Wirkung, die sie auf das Zellplasma haben, besonders bei cylindrischen Zellen von drüsigem Charakter. HOLMGREN (6) sagt über diesen Fall, in einigen Stadien der Zelltätigkeit finde auf verschiedenen Stellen der Trophospongien eine Veränderung des »Aggregatzustandes statt, indem das körnige Protoplasma, welches das Netz aufbaut, in Tröpfchen oder in etwaige untingierbare Substanz umgewandelt wird, ungefähr wie die Secretkörnchen der Drüsenzellen in Tropfen umgesetzt werden.« Und weiter, »so bekommen wir nicht weiter das Bild von diskreten Tröpfchen, sondern von Kanälchen, weil diese Umgestaltung innerhalb strangförmiger Bildungen stattfindet«.

Infolge dieser Verflüssigung können entweder feine Kanälchen oder breite Streifen entstehen.

Die ganze Beschreibung intracellulärer Gänge würde auch zu unsrer Untersuchung passen, doch können wir hier nicht von Trophospongien im Sinne HOLMGRENS sprechen, denn unsre Gebilde stehen in keinem Zusammenhang mit den subepithelialen Zellen. Auch haben sie keine Beziehungen zu den intercellulären Bildungen, da es solche gar nicht gibt.

Ich glaube, die unteren feinen Kanälchen dienen dazu, das flüssige Nährmaterial in die Zellen zu leiten. In den oberen Teilen der Zellen dagegen geht die Differenzierung des Plasmas vor sich: der eine Teil dient zur Bildung von Körnern und Bläschen, die als Nährmaterial ins Eiplasma übergehen, der andre Teil scheidet den Stoff für das Chorion aus. Die besonders starke Entwicklung dieser intracellulären Gänge erklärt sich meiner Ansicht nach aus dem Fehlen von intercellulären Gängen, dank der Verschmelzung der Zellen.

Jurjew, 20. Oktober 1909.

Literatur.

1. J. BROCK. Die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.

2. W. BERGMANN. Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1902.

3. — Über den Bau des Ovariums bei Cephalopoden. Arch. f. Naturgesch. Bd. LXIX. 1903.

4. Schweickart, Beiträge zur Morphologie und Genese der Eihüllen der Cephalopoden und Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. 6. Bd. III. 1904.

5. Marie Loyez, Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. d'Anatomie microscop. T. X. 1904.

6. E. Holmgren, Beiträge zur Morphologie der Zelle. II. Anat. Hefte. Heft 75. 1904.

7. — Zur Kenntnis der cylindrischen Epithelzellen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXV. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Der größte Teil der Figuren ist mit Hilfe des Leitzschen Zeichenoculars bei der Vergrößerung durch Apochr. Zeiss 2 mm. Ap. 1,30 gezeichnet.

Tafel X.

Fig. 1. Teil des Follikelepithels von *Eledone*, fixiert in Subl. mit Acid. acet., Eisenhämatoxylin.

Fig. 2. Gänge im Protoplasma über dem Kern im Querschnitt durch das Epithel von *Loligo*, fix. in Formalin 10%, Thionin. Vergrößert.

Fig. 3. Querschnitt durch das Epithel von *Eledone* über dem Kern; Kal. bichr. mit Osmiumsäure, Eisenhämatoxylin.

Fig. 4. Querschnitt durch das Epithel von *Loligo*, wie Fig. 2 behandelt.

Fig. 5. Dasselbe, etwas niedriger.

Fig. 6. Dasselbe, wie Fig. 3, nur etwas niedriger.

Fig. 7. Schnitt durch das Epithel von *Sepiola*, fix. in Formalin 10%, Eisenhämatoxylin.

Fig. 8. Eikern von *Loligo;* Formalin 10%, Eisenhämatoxylin.

Fig. 9. Epithelzelle eines jungen Eies, behandelt wie Fig. 7.

Fig. 10. Epithelschnitt von *Eledone*, behandelt wie Fig. 3.

Fig. 11. Dasselbe; fix. in Sublimat mit Essigsäure, gefärbt mit Thiazinrot-Toluidin.

Fig. 12. Dasselbe; fix. Kal. bichr. mit Osmiumsäure, gefärbt mit Fuchsin nach Weigert.

Fig. 13. Epithelzelle eines jungen Eies von *Sepiola*, fix. mit dem Gemisch von Tellyesniczky; gefärbt mit Thionin-Eosin.

Fig. 14. Querschnitt durch Epithel; dasselbe Präparat, wie Fig. 13.

Fig. 15. Epithelschnitt von *Sepiola;* fix. in Formalin, gefärbt mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 16. Chorion von *Eledone*.

Fig. 17. Epithelquerschnitt, behandelt wie Fig. 15.

Fig. 18. Chorion im Querschnitt, dasselbe Präparat wie Fig. 15.

Fig. 19, 20, 21. Drei Entwicklungsstadien von Epithelkernen von *Sepiola*. Formalin 10%, Eisenhämatoxylin.

Fig. 22. Epithelkern eines reifen Eies, dasselbe Präparat.

Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preyssl.

Von

Erich Krüger
aus Dippoldiswalde.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 33 Figuren im Text und Tafel XI, XI^a.

Einleitung.

Als I. P. W. Müller den Keulenkäfer, der schon 1790 von Preyssler beschrieben worden war, in seinem Studierzimmer genau beobachtete, war er überaus erstaunt über sein sonderbares Verhalten und mehr noch über das der Ameisen, bei denen er lebt. In einer ausführlichen Beschreibung (1818) berichtet er über seine Beobachtungen, die von neueren Beobachtern im wesentlichen bestätigt werden (Wasmann 1887, 1891, Hetschko 1896, Schmitz 1908). Müller sah, »daß so oft eine Ameise einem Keulenkäfer begegnete, sie ihn mit den Fühlern sanft betastete und liebkoste und ihn, während er dies mit seinen Fühlern erwiderte, mit sichtbarer Begierde auf dem Rücken beleckte. Die Stellen, wo dieses geschah, waren jedesmal zuerst die am äußeren Hinterwinkel der Deckschilde emporstehenden gelben Haarbüschel. Die Ameise öffnete ihre großen Freßzangen sehr weit und saugte alsdann vermittels der Maxillen, der Lippe und den weit vorgestreckten Tastern den ganz in den Mund genommenen Haarbüschel mehrere Male mit großer Heftigkeit aus, indem sie ihn wiederholt durch den Mund zog; beleckte sodann auch noch die ganze Vorderfläche des Oberleibes, besonders die daselbst befindliche große Grube. Diese Operation wurde ungefähr alle 8—10 Minuten bald von dieser, bald von einer andern Ameise wiederholt, ja, oft mehrmals hintereinander an dem nämlichen Käfer, wenn er nämlich mehreren Ameisen nacheinander begegnete; doch wurde er im letzten Falle nach kurzer Untersuchung sogleich freigelassen. Jetzt wurde es mir auf einmal klar, warum die Ameisen diesen Käfer so ungestört unter sich wohnen lassen. Sie erhalten nämlich von ihm einen köstlichen Leckerbissen, den sie mit der größten Begierde aufsuchen« (S. 95). Müller lenkte seine Aufmerksamkeit in erhöhtem Maße auf die Tiere, als er bemerkte, »daß sie von den Ameisen, und zwar im eigentlichen Sinne des Wortes, gefüttert werden« (S. 96). Bei seinen eifrigen Beobachtungen konnte es ihm nicht entgehen, daß die Käfer im Falle der Gefahr von den Wirtsameisen gleich der eignen Brut gerettet werden, und es ist ganz im Geiste der anthropomorphen Tierpsychologie seiner Zeit, wenn er schreibt: »So groß auch immer die Liebe und Sorgfalt der Ameisen gegen ihre Brut ist, so scheint doch ihre Zärtlichkeit gegen die Keulenkäfer nicht minder groß zu sein. Es ist in der Tat rührend zu sehen, wie sie die letzteren auch dann, wenn keine Nahrung in ihrem Haarbüschel vorhanden ist, öfters im Vorbeilaufen mit den Fühlern streicheln und liebkosen. Man glaubt nicht verschiedene Insektengattungen, sondern Glieder ein und derselben Familie vor sich zu sehen, oder eigentlich in den Keulenkäfern eine Kinderfamilie zu erblicken, die sorglos und zutraulich in den Wohnungen der Eltern lebt, von ihnen Nahrung und Pflege erhält und sie ohne Umstände jedesmal darum anspricht, wenn das Bedürfnis sie treibt.«

So kommt Müller zu dem Schluß, daß die *Claviger* infolge ihrer Abhängigkeit von den Ameisen nur in den Nestern derselben leben können, und versucht daraus den Mangel der Augen bei dem Käfer zu erklären! »Eine weise Natureinrichtung kann sie diesen stets im Dunkel lebenden, das Licht des Tages vielleicht nie erblickenden Geschöpfen als überflüssig versagt, und ihnen dagegen in ihren auf ganz eigne Weise gebauten starken Fühlern einen desto geschärfteren Geruchs- und Gefühlssinn der jenen des Gesichts hinlänglich bei ihnen ersetzt, gegeben haben.« Diese Betrachtung Müllers ist zugleich der erste Versuch, zwischen Lebensweise und anatomischer Beschaffenheit des *Claviger testaceus* eine Beziehung festzustellen. Freilich ist es nicht die wichtigste, denn Umbildungen der Augen finden wir ja in den verschiedensten Tierklassen. Wir können vielmehr vermuten, daß sich bei dem Käfer noch andre interessante anatomische Eigentümlichkeiten finden lassen werden. Wie erwähnt, wird er beleckt — er muß also Drüsen besitzen, die ein Secret produzieren —, er wird aber auch gefüttert, was vielleicht eine Umbildung im Verlauf des Darmtractus bedingt hat. Den Drüsen wandte schon Wasmann (1903) seine Aufmerksamkeit zu, und widmete ihnen im Rahmen einer größeren Arbeit einige Seiten. Da anzunehmen war, daß damit das interessante Gebiet nicht erschöpft sei, unterwarf ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Prof. Dr. CHUN, die Drüsen einer nochmaligen genauen Untersuchung und zog auch die Mundwerkzeuge und den Darmkanal in den Bereich meiner Betrachtungen. Um festzustellen, ob sich Umbildungen finden, wurden vielfach Vergleiche mit den nahe verwandten Pselaphiden angestellt. Interessante Einzelheiten am männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat gaben Veranlassung, auch diesen einer kurzen Darstellung zu würdigen.

Es drängt mich, den Herren, die mich bei dieser Arbeit freundlichst unterstützten, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Er gilt im besonderen Herrn Prof. Dr. CHUN, der meine Arbeit stets mit Interesse verfolgte und Herrn Prof. Dr. ZUR STRASSEN, der mir mit vielseitigen und wertvollen Ratschlägen zur Seite stand. Dank schulde ich auch Herrn Privatdozent Dr. STECHE, Leipzig, für manche fruchtbringende Anregung; Herrn Prof. Dr. ESCHERICH, Tharandt, für die Überlassung von Präparaten und Herrn H. SCHMITZ, S. J. Maastricht, für die Übersendung von Material.

Material und Methodik.

Die nachfolgenden Untersuchungen wurden ausschließlich an *Claviger testaceus* Preyssl. angestellt, der in der weiteren Umgegend Leipzigs häufig zu finden ist. An sonnigen Tagen fand ich ihn in der Nähe von Grimma, bei Kösen unweit der Rudelsburg und vor allem am Salzigen See bei Eisleben. Mitte April konnte ich die ersten Exemplare konstatieren, im Mai und Juni sind am Salzigen See mit Sicherheit in jeder *Lasius flavus*-Kolonie mehrere Pärchen in Copula zu treffen. — Später werden sie wieder seltener, doch fand ich am 30. August 1908 noch eine kleine Ameisenkolonie mit vielen Larven, aus der ich 53 Exemplare herausholte, wobei mir auch noch eine ganze Anzahl entkam. Diese Beobachtung stimmt mit der von HETSCHKO (1896, S. 46) überein, der am 2. September in einer kleinen Kolonie, die ganz frisch ausgeschlüpfte, noch unausgefärbte Ameisen enthielt, 32 *Claviger* fing — vermutlich sammeln sich die *Claviger* in dieser Zeit, in der es weniger Larven gibt, in Kolonien, wo sie solche finden, da sie ihrer besonders bedürfen, wie später auseinandergesetzt werden soll. Während ich in andern Gegenden den *Claviger testaceus* nur bei *Lasius flavus* antraf, enthielten am See auch die *Lasius niger*-Kolonien sehr häufig diesen Gast — eine Kolonie brachte mir 25 Exemplare. Diese auffallende Erscheinung ist jedenfalls aus der großen Verbreitung, die der Käfer in jener Gegend hat, zu erklären. — Die bei *C. testaceus* gewonnenen Resultate wurden an *C. longicornis* Müll. nachgeprüft. Dieser ungemein viel seltenere Käfer stand mir in sechs Exemplaren zur Verfügung: zwei erhielt ich von Herrn SCHMITZ, leider schon verendet, zwei fing ich am Salzigen See, wo sie mitten unter den vielen *C. testaceus* eine *L. umbratus*-Kolonie bewohnten, und zwei fand ich im Erzgebirge, ebenfalls bei *L. umbratus* — trotz eifrigen Suchens fehlten in dieser Gegend die *C. testaceus* gänzlich. Alle sechs Exemplare waren Männchen, so daß ich die Ergebnisse über den weiblichen Geschlechtsapparat nicht vergleichen konnte, doch vermute ich, daß sich keine bedeutenden Abweichungen ergeben werden, da in allen andern Punkten nur so geringe Unterschiede bestanden, daß ich sie füglich übergehen kann.

Um etwaige durch die Lebensweise bedingte Umbildungen bei *Claviger* zu konstatieren, wurden, wie schon erwähnt, seine nächsten Verwandten, die Pselaphiden, oft herangezogen, und zwar *P. Heisei, Bryaxis haematica* und *Euplectus nanus*, die sämtlich in Leipzigs nächster Nähe gefangen wurden.

Der dicke Chitinpanzer der Tiere bereitete der Konservierung und der Anfertigung von Schnittserien öfters Schwierigkeiten. Da sie überwintern (HETSCHKO 1896, S. 46), so konnte man selbst im Mai nicht immer auf frisch geschlüpfte Exemplare mit noch weichem Chitin rechnen, und es wurde daher folgende, allerdings etwas umständliche Methode angewendet, die aber die besten Resultate ergab: es wurde in Kollodium und Paraffin eingebettet, was eine leichte Orientierung der Schnitte ermöglichte, und dann das Objekt vor jedem Schnitt mit dem Mikrotommesser mit einer Schicht Mastixkollodium überzogen, das stark mit Äther verdünnt wurde, um das Trocknen zu beschleunigen — so gelang es mit Leichtigkeit Schnitte von 3 μ Dicke anzufertigen. Da die so behandelten Schnitte große Neigung zeigen, vom Objektträger wegzuschwimmen, empfiehlt es sich, diesen mit den daraufliegenden Schnitten mit Photoxylin zu überziehen; man verwende aber auch hier nur sehr stark verdünnte Lösung, da man sonst verschwommene Bilder erhält. Bevor man das Paraffin weglöst und die Schnitte wie gewöhnlich behandelt, müssen sie gut getrocknet sein.

Ein nicht geringeres Gewicht als auf die Untersuchung von Schnittserien wurde auf die Präparation unter der Lupe gelegt. Trotz der Kleinheit des Objekts erlangt man bald die genügende Übung, um Mundwerkzeuge und die einzelnen Organsysteme in toto zu präparieren. Am günstigsten ist es, die Tiere leicht mit Äther zu betäuben, mittels etwas Wachs in Präparierschälchen festzukleben und in physiologischer

Kochsalzlösung zu präparieren. Die Gewebe der in Alkohol gehärteten oder anders konservierten Tiere zerrissen überaus leicht, doch wurden auch diese präpariert und dann eingebettet, um die umständliche Mastix-Kollodiummethode zu umgehen. Konserviert wurde mit den beiden Flemmingschen Lösungen, mit Sublimat-Alkohol-Essigsäure und Formol-Alkohol-Essigsäure (30 Teile Wasser, 15 Teile 96%igen Alkohol, 6 Teile Formol, 1 Teil Essigsäure). Da das Chitin sehr schwer von den Flüssigkeiten durchdrungen wurde, stach ich die zu konservierenden Tiere stets mit einer Nadel an oder schnitt mit einer feinen Schere Kopf oder letztes Abdominalsegment weg. Meist wurden die Tiere im Laboratorium konserviert, und es wurden dann die beiden letzten Methoden bei einer Erwärmung von 30 bis 50° C angewandt. Zur Untersuchung des Darmtractus machte es sich aber nötig, die Käfer sofort nach dem Fang zu konservieren, und es wurden dann auch mit dem nichterwärmten Formol-Alkohol-Essigsäuregemisch sehr gute Resultate erzielt. Die schönsten histologischen Details gab die Mischung Sublimat-Alkohol-Essigsäure; die von Freiling (1909) so störend empfundenen Zerreißungen und Dislokationen der Gewebe durch Bildung von Sublimatkristallen wurden vermieden, indem die Konservierungsflüssigkeit mit den Objekten während 3 Stunden auf etwa 50° C erhalten und diese dann in eine ebenfalls erwärmte Jodtinktur übergeführt wurden, in der sie 24 Stunden verblieben. Die beiden letzten Methoden konservierten alle Gewebe gleichmäßig schön und völlig zuverlässig. Nicht so die beiden Flemmingschen Lösungen, denen ich einige Details des Geschlechtsapparates und der Drüsen verdanke, übereinstimmend mit Gross (1907), der mit Flemming gute Bilder erhielt. Sehr mangelhaft ist aber stets der Mitteldarm konserviert (auch bei Faussek 1887 und Petrunkewitzsch 1900). Sehr zweckmäßig erwies sich für die Untersuchung der Drüsen eine vorsichtige Behandlung mit Eau de Javelle — die feinen chitinigen Ausführgänge, die sonst überaus schwer aufzufinden sind, treten bei Anwendung desselben mit größerer Deutlichkeit vor das Auge des Beschauers.

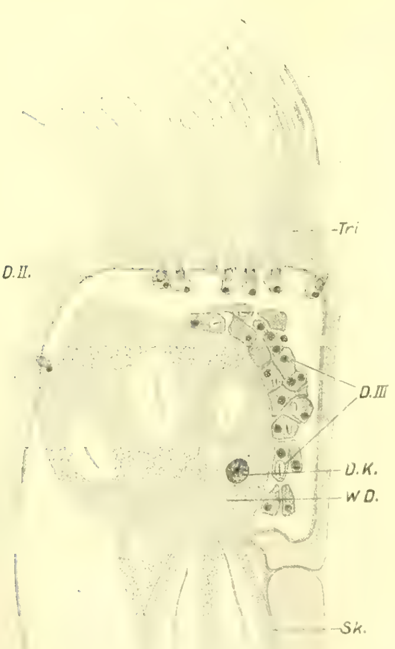
Gefärbt wurde mit Säurekarmin, Eosin, Hämatoxylin nach Delafield, Hämalaun und Hämatoxylin nach Heidenhain. Hat jede der Farben ihre besonderen Vorzüge, so benutzte ich doch zuletzt ausschließlich die letzten beiden als die günstigsten, und färbte mit Eosin nach, was die Übersichtlichkeit der Bilder bedeutend erhöhte.

Gleich an dieser Stelle sei noch angegeben, daß die Figuren, soweit es sich um Übersichtsbilder handelt, mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen wurden bei Oc. 4, Obj. 3, Leitz. Für die Figuren auf den Tafeln finden sich die Vergrößerungen unter der Tafelerklärung.

Anatomisches.

A. Drüsen.

a. Myrmekophilendrüse I. In der Literatur findet sich bisher über die Anatomie des *C. testaceus* eine einzige Angabe, und es scheint mir am zweckmäßigsten zu sein, diese zum Ausgangspunkt der folgenden Besprechungen zu machen. Wasmann (1903), dessen Angaben einiger Berichtigungen bedürfen, unterscheidet von dem eigentlichen Fettgewebe »ein eigentümliches Hautdrüsengewebe als spezielles Exsudatgewebe in den Seiten und von dort gegen die Mitte der Hinterleibsbasis«. Auf Querschnitten und noch besser auf Längsschnitten findet man mit Leichtigkeit diese überraschend großen Drüsenzellen (Textfig. 1 *W.D.*), die eine flaschenförmige Gestalt haben. Es sind einzellige Drüsen, deren Plasma bei manchen Tieren gleichmäßig fein granuliert ist; bei andern enthält es kleine lichte Bläschen, die zuweilen so massenhaft auftreten, daß das körnige Protoplasma die Zelle nur noch in der Form feiner Stränge durchzieht. In all diesen verschiedenen Zuständen, die offenbar Stadien der Secretion bedeuten, erkennt man deutlich den Sammelkanal (Textfig. 1 und Taf. XI, Fig. 1 *Sk.*), der die Zelle fast in ihrer ganzen Länge durchzieht. Auf Wasmanns Abbildung (Fig. 5, S. 203) zeigt dieser Sammelkanal eine vielfache Verzweigung. Auf meinen Präparaten fand ich sie nie mit solcher Deutlichkeit, daß ich zu der Überzeugung gekommen wäre, es mit wirklicher Verzweigung zu tun zu haben — es schien mir vielmehr das in den Bläschen geronnene Secret diese Struktur vorzutäuschen. Die Sammelkanäle waren meist

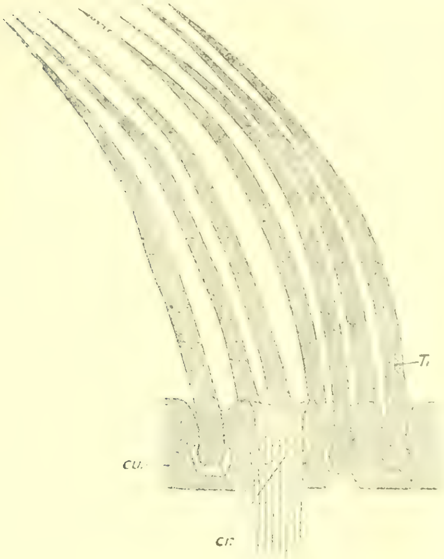


Textfig. 1.

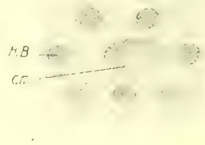
Seitlicher Längsschnitt durch das Abdomen mit drei verschiedenen Drüsen (*W.D*, *D.II* und *DIII*).

leer, wie sie auch Wasmann zeichnet. Nur bei wenigen Tieren waren sie mit einem Secret gefüllt, das sich mit Hämatoxylin sehr dunkel färbte. Wasmann sagt von diesen Drüsen: sie bilden »jederseits umfangreiche Drüsenbüschel, deren einzelne Zellen gruppenweise zu rosettenförmigen (oder halbrosettenförmigen) lobes sécréteurs oder Pseudoacini (Gilson 1889, Dierckx 1899) vereinigt sind. Die Zellen eines jeden *Lobus* haben ihr schmaleres Ende stets einem gemeinsamen Punkte (dem Mittelpunkte der Rosette) zugekehrt (vgl. Textfig. 1 und Taf. XI, Fig. 1). Von diesem Sammelpunkte aus ziehen die ausführenden Kanäle schräg nach oben und außen (dorsal-lateralwärts) gegen den gewulsteten Seitenrand der Hinterleibsbasis hin«. Soweit stimmen meine Befunde mit den seinen überein; wenn er aber annimmt, daß »die Drüsenkanälchen der einzelnen secernierenden Zellen eines jeden Pseudoacinus sich zu einem Sammelkanälchen vereinigen«, so kann ich ihm nicht beipflichten. Er führt eine Abbildung von Dierckx (Taf. II, Fig. 12) an, die ihm eine große Ähnlichkeit mit dem Drüsengewebe zu haben scheint, das er bei *Claviger* gefunden hat; sie zeigt eine größere Zahl von Drüsen des *Brachinus crepitans*, deren Ausfuhrkanälchen sich zu einem einzigen Sammelkanal vereinigen. Aus dem Vergleich mit diesem Bilde wird die Anschauung klar, die Wasmann von den Drüsen des *C. testaceus* gewonnen hat, die er aber weiter unten selbst anzweifelt, da ihm seine Präparate offenbar keine einwandfreien Bilder gegeben haben. Er tut das mit Recht, denn ich konnte feststellen, daß eine derartige Vereinigung der Drüsenkanälchen nicht stattfindet, sondern daß jedes Kanälchen selbständig bis zur Cuticula führt (Taf. XI, Fig. 1). Darum möchte ich die Bezeichnung »Pseudoacini« durch die treffendere »Drüsenbündel« ersetzen. Die Ausführgänge eines jeden Bündels legen sich ganz eng aneinander an, so daß man zu dem Eindruck kommt, als handle es sich um starke Stränge, wie es Taf. XI, Fig. 1 *A.G.* zeigt. Zwischen den Ausführkanälchen bemerkt man eine Anzahl langgestreckter Zellkerne, dieselben, die Wasmann bewogen haben, sich auf die Abbildung bei Dierckx zu beziehen und sie mit den Kernen der cellules épithéliales de revêtement interne du pseudoacinus zu vergleichen. Auf Querschnitten, die Wasmann zur Verfügung standen, kann man sich allerdings täuschen lassen, auf Längsschnitten erkennt man aber sicher, daß sie dem Plasmabelag des Ausführganges angehören. Etwas ähnliches findet Dahl (1885) bei *Saperda*: »Hier setzt sich die Drüse zusammen aus einer secernierenden Zelle und einer Zelle, deren Funktion es wohl sein dürfte, den chitinigen Ausführgang zu bilden. Wenigstens sieht man in dem Plasmaüberzuge des Chitinröhrchens einen langgestreckten Kern.«

Die Cuticula wird von diesen Ausführungskanälchen in Form von Kribellen durchsetzt. Textfig. 2 zeigt ein solches aus der Region der seitlichen Exsudattrichome. Etwa $^2/_3$ der Cuticula durchlaufen die Kanälchen getrennt; dann münden sie in eine kleine Grube des Chitins. Aus **Wasmanns** etwas unklarer Abbildung der Kribellen (S. 203, Fig. 6) kann man entnehmen, daß er eines derjenigen gesehen hat, die »in dem gewulsteten Seitenrande der Hinterleibsbasis in der von dem gelben Haarbüschel besetzten Cuticula« liegen. Es sind deren immer drei: das eine zeigt eine größere Anzahl von Einzelkanälchen (etwa 20), das andre deren etwa zehn; das dritte besteht nur aus zwei bis drei Kanälchen; in Textfig. 3 ist das größte von oben gezeichnet, die Trichome, die es überdecken, zeigt die Abbildung im Querschnitt. Ihre Lage und die der dazu gehörigen Drüsen erkennt man am besten aus Taf. XI, Fig. 2; wie diese Abbildung zeigt, liegen diese drei Kribellen (*Kr*) etwas nach rückwärts in dem Seitenrande; das Cribellum eines vierten, größeren, etwas mehr nach der Medianlinie zu gelegenen Drüsenbündels liegt in dem Tergiten des außerordentlich großen ersten Abdominalsegments weit vorn sehr nah an der Seitenlinie (Taf. XI, Fig. 2 *W.Da.*), so daß es von den Trichomen der Flügeldecken überdeckt wird.



Textfig. 2.
Längsschnitt durch ein Cribellum.

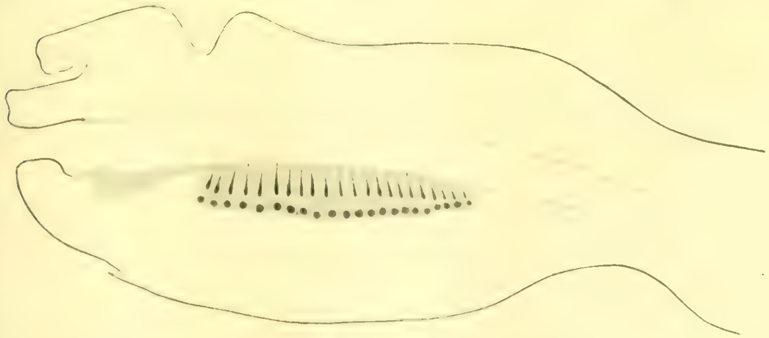


Textfig. 3.
Cribellum von oben gesehen.

Die von **Wasmann** erwähnten »in den Bläschen manchmal vorhandenen Einschlüsse, welche homogene, stark eosinophile Kügelchen darstellen und an Dotterkugeln erinnern«, konnte ich nie bemerken.

Ich gebe hier nochmals eine so eingehende Beschreibung dieser Drüsenzellen, da meine Befunde die **Wasmanns** teils ergänzen, teils von ihnen abweichen — besonders aber auch deswegen, weil ich dieselben

Drüsen an einer ganz andern Stelle im Körper des Käfers wiedergefunden habe, nämlich im Kopfe, wo sie von Wasmann völlig übersehen worden sind. Infolge des Schwindens der Augen und der Augenganglien (Lespès 1868) ist im Kopfe Platz geworden für solche große Drüsen, und es findet sich zu beiden Seiten des Pharynx je ein Drüsenbündel (Taf. XI, Fig. 1), das aus ungefähr 10 bis 15 Einzeldrüsen besteht, die den eben beschriebenen des Abdomens (Textfig. 1) völlig gleichen (ihre genaue Zahl ließ sich nicht feststellen). Dorsal vom Pharynx berühren sie sich. Wie im Abdomen konvergieren auch hier die Zellen nach einem Punkte, der für jedes Bündel seitlich vom Pharynx liegt (Taf. XI, Fig. 1 *M*), und von hier aus ziehen die Ausführgänge zu Strängen vereinigt (*A.G.*) schräg nach oben und vorn und münden nach außen, indem sie die Oberlippe durchbrechen (*labr*). Man findet auch hier die Kribellen wieder, nur vereinigen sich nicht alle Gänge zu einem Cribellum, sondern wie Textfig. 18 zeigt, je zwei bis drei, so daß man deren in der Oberlippe etwa zehn vorfindet. Weiter unten (S. 345) soll der eigentümlichen Umbildung gedacht werden, die die Oberlippe durch diese Drüsenmündung erfahren hat. Vergeblich suchen wir bei den auf S. 330 angeführten Pselaphiden nach Drüsen, die den eben beschriebenen analog wären: im Abdomen findet sich bei ihnen nur ein stark entwickeltes Fettgewebe, und im Kopf würde für solche große Drüsen gar kein Platz vorhanden sein, da die Augenganglien stark ausgebildet sind. Wir bemerken aber bei allen dreien im Kopfe andre Drüsen, die dem *Claviger* gänzlich fehlen und deren Gestalt und Lage man aus Textfig. 4 entnehmen kann. Auf Querschnitten sieht man, daß sie den Pharynx halbkreisförmig umlagern und durch den Hypopharynx münden — sie ersetzen die völlig fehlenden Speicheldrüsen.



Textfig. 4.

Drüsen unter dem Hypopharynx von *Bryaxis haematica*

b. Myrmekophilendrüse II. In der Nähe der eben beschriebenen auffälligen Drüsen liegen unter den Exsudattrichomen noch andre Gebilde, die auch WASMANN aufgefallen sind, und die er für Sinneszellen hält. Er sagt nämlich: »Die Flügeldeckenseiten .... tragen nahe den Außenecken der Spitze einen großen Büschel langer gelber Exsudatborsten .... außerdem dienen sie als Reizborsten bei der Beleckung. Innerhalb des Seitenwulstes der Flügeldecken findet sich nämlich zunächst unter der Basis der gelben Haarbüschel eine Reihe von Sinneszellen.« Es ist anzunehmen, daß ihm ein Bild, wie es Textfig. 1 gibt, die Veranlassung zu dieser Annahme gegeben hat. Bei dem Gewirr, das die große Menge der Haarbasen bildet, ist es aber tatsächlich unmöglich, zu entscheiden, ob die Zellen, die zwischen denselben liegen, Sinneszellen sind, von denen aus ein Nerv an das Haar herantritt oder nicht. Durchmustert man die Präparate sorgfältiger, so findet man diese Zellen über den ganzen Körper verteilt, besonders häufig in den Flügeldecken. Hier bekommt man ganz klare Bilder (Taf. XI, Fig. 3 *D.II.*), die zeigen, daß es sich um einzellige Drüsen handelt; sie haben die Form von Kölbchen und sitzen ganz dicht unter der Cuticula. Ihr chitiniger Ausführgang beginnt in der Drüse mit einer stiefelartigen Anschwellung und durchsetzt die Cuticula in ziemlicher Breite zu $^2/_3$ ihrer Dicke, um sich dann plötzlich auf $^1/_5$ seines Durchmessers zu verengern. Dieser letztere Teil, der nur bei sehr starker Vergrößerung zu erkennen ist, nimmt keine Farbe an, während der breitere Teil stets mit einem mit Hämatoxylin stark färbbaren Secret erfüllt ist. Das Protoplasma der Drüse scheint gegen den Rand der Zelle dichter zu werden. Die Basis des Ausführganges liegt immer in einem hellen Hof. Der Kern der Drüse liegt proximal und hat eine ansehnliche Größe. Regelmäßig tragen die Zellen seitlich einen zipfelförmigen Fortsatz, der in einen Faden ausläuft. Trotz eifrigen Suchens konnte ich nie die Neurofibrillen eines hier etwa an die Zelle herantretenden Nerven nachweisen.

Wie schon erwähnt, sind die Drüsen über den ganzen Körper verteilt: besonders häufig liegen sie unter den Exsudattrichomen und in den Flügeldecken, mehr vereinzelt im Fühler (Taf. XI, Fig. 4 *D.II.*), im Kopf, im Abdomen; sie fehlen in den Beinen und unter den Flügeldecken. Immer liegen sie dicht bei einem der Haare, die über den ganzen Körper verteilt sind. Gewöhnlich gehören zu einem Haar drei bis fünf solche Drüsen, und ihre Öffnungen umstehen dann halbmondförmig die Haarbasis, wie es Textfig. 5 zeigt, die nach einer mit KOH behandelten Flügeldecke gezeichnet wurde. Diese Abbildung zeigt ebenso wie Taf. XI, Fig. 3 deutlich, daß es sich nicht um Drüsen handelt, die in das Gelenk des Haares münden, und die man dann als Schmierdrüsen bezeichnen müßte. In letzterem Falle könnte man erwarten, sie bei einem der Pselaphiden zu finden, doch zeigt die Untersuchung, daß sie diesen Käfern gänzlich fehlen. Mit diesen Erörterungen soll keineswegs geleugnet werden, daß die Exsudatborsten gleichzeitig als Reizborsten dienen. Taf. XI, Fig. 3 *Nr.* zeigt ihre Innervation, die aber nur selten sichtbar wird, so daß man nicht entscheiden kann, ob sie jedem Haar zukommt.

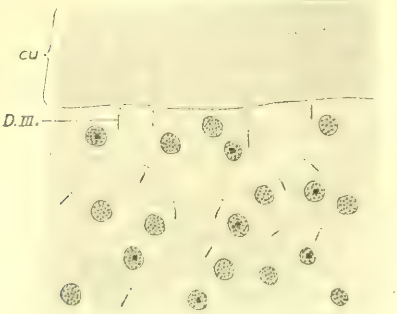
Textfig. 5.

Stück der Flügeldecke, das die Mündung der Myrmekophilendrüsse II zeigt.

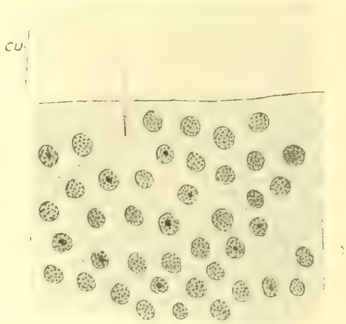
c. Myrmekophilendrüse III. Eine dritte Art von Drüsen, die sich bei *Claviger testaceus* finden, hat die größte Ähnlichkeit mit den von Leydig (1859) beschriebenen und abgebildeten (Taf. II, Fig. 2) Hautdrüsen von *Hydrophilus caraboides*. Es sind eiförmige Drüsen (Taf. XI, Fig. 5) mit einer chitinigen Innenkapsel, die meist radiär angeordnete feine Streifen zeigt. In ihr entspringt der verdickte Ausführungsgang, der immer mit stark färbbarem Secret angefüllt ist. Die Zellen sind etwas in die Tiefe verlagert, und ihr Ausführungsgang trifft in einem sehr spitzen Winkel auf die Cuticula (Textfig. 6), die er mit einem Porengang von gleichmäßigem Durchmesser durchsetzt. Im Fühler stößt er rechtwinkelig auf die mit Sinnesorganen reich besetzte tellerförmige Fläche des sechsten Fühlergliedes (Taf. XI, Fig. 4). Diese Drüsen sind über den ganzen Körper ziemlich gleichmäßig verbreitet, sind aber ganz besonders zahlreich in den Flügeldecken, unter den seitlichen Exsudattrichomen (Textfig. 1 *D.III*) und unter der großen Grube des Abdomens. Behandelt man das große Rückensegment mit KOH, so findet man in der Abdominalgrube und zu beiden Seiten derselben eine ganze Anzahl feiner Poren, die die Mündung dieser Drüsen bezeichnen (Taf. XI, Fig. 2 *D.III*).

Drüsen von ganz dem gleichen Typus finden sich auch bei *Bryaxis haematica*. Nur fehlt ihnen hier die außerordentlich mächtige

Entwicklung, wie sie *Claviger* zeigt. Bilder wie das aus dem Seitenwulst (Textfig. 1), wo sich die Drüsen zu förmlichen Büscheln zusammenlagern, gibt es nicht; die Drüsen stehen nur ganz vereinzelt unter dem Chitin, was die Textfig. 6 und 7 erläutern mögen. Textfig. 6 zeigt einen Anschnitt des scharfen Kieles des Mesosternums von *Claviger*, in dem man ohne weiteres zahlreiche Drüsen erkennt. Die Textfig. 7 ist der entsprechenden Region von *Bryaxis haematica* entnommen: unter den vielen Zellen der Hypodermis findet sich gerade eine derartige Drüse.

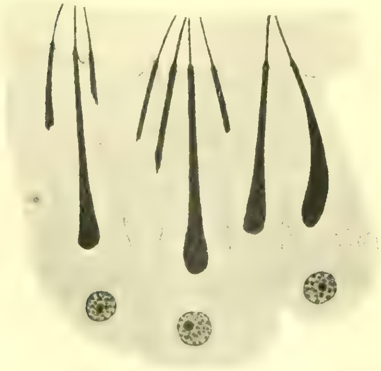


Textfig. 6.
Anordnung der Mrymekophilendrüse III im Mesosternum des *Claviger testaceus*.



Textfig. 7.
Hautdrüse im Mesosternum von *Bryaxis haematica*.

d. Schmierdrüsen. Um eine erschöpfende Darstellung der Hautdrüsen zu geben, muß hier noch der Drüsen eines vierten Typs Erwähnung getan werden. Sie haben eine langgestreckte Form (Textfig. 8) und liegen dicht unter der Cuticula, so daß ihr Sammelkanal diese sofort bei seinem Austritt aus der Zelle durchsetzt. Er verengt sich dabei und zeigt häufig eine Knickung in einem stumpfen Winkel. Man findet diese Drüsen in der Nähe der Fühlerbasis: sie münden in die Fühlergrube. Ferner finden sie sich in der Nähe fast sämtlicher vorhandener Gelenke, in die sie ihr Secret ergießen; so in das Gelenk der Mandibeln, der



Textfig. 8.
Schmierdrüsen von der Fühlerbasis.

Maxillen, in das Gelenk der Beine am Thorax, in das zwischen Tibia und Femur; sie liegen in dem Femur und sind hier durch den engen Raum, den sie mit den starken Muskeln teilen müssen, sehr in ihrem Durchmesser eingeschränkt worden; dafür aber strecken sie sich so in die Länge, daß sie $^3/_4$ des Femur durchlaufen. Man findet sie auch an dem Gelenk zwischen den Tergiten und Sterniten des zweiten Abdominalsegmentes, sowie an der Grenze zwischen Abdomen und Thorax. Durch ihre Lage dokumentieren sie sich als typische Schmierdrüsen. Dunkel bleibt es, welche Funktion sie an der Grenze zwischen Rectum und Cloake erfüllen. Sie sind hier etwas kleiner und entleeren ihr Secret in die Cloake (Taf. XI^a, Fig. 11 *S.D* zeigt ihre Lage, vgl. S. 359). Bei *Bryaxis haematica* finden sich ganz gleich gebaute Drüsen, die ebenfalls in die Gelenke münden, und auch die Drüsen an der Cloake sind bei diesem Käfer vorhanden.

Das eigentümliche fettglänzende Äußere des *Claviger* fiel auch Wasmann auf. Wie ich vermute, wird es durch die Produkte der unter b. und c. geschilderten Drüse bedingt. Diese sind Wasmann entgangen; da er aber doch das charakteristische Aussehen des Käfers zu erklären sucht, so vermutet er, daß das im Abdomen reich entwickelte Fettgewebe sich als Exsudatgewebe betätige und als solches vielleicht sogar überwiege. Ein Grund für diese Annahme ist nicht vorhanden, da einmal die nahe verwandten Pselaphiden eine nicht geringere Ausbildung des Fettgewebes im Abdomen zeigen, dann aber alle Poren des Chitins reichlich von den Ausführkanälchen der Drüsen in Anspruch genommen werden, so daß nur eine geringe Möglichkeit geboten wäre, das Fettexsudat auszuscheiden.

Auf eine Beschreibung des Fettgewebes werde ich infolgedessen verzichten.

Gleich an dieser Stelle soll noch der Önocyten gedacht werden, jener rätselhaften Gebilde, über deren Funktionen schon so manche Vermutung ausgesprochen worden ist, ohne daß es gelungen wäre, sie zu beweisen. Auch Wasmann erwähnt sie: »Von diesen Drüsenzellen (gemeint ist das von ihm beschriebene Exsudatgewebe) sind andre, in der Größe und Gestalt ihnen oft ähnliche, aber viel dunklere, drüsenähnliche Zellen zu unterscheiden, die einen viel größeren runden Kern und ein sehr dichtes Protoplasma haben, und bündelweise um die großen Tracheenstämme der Hinterleibsseiten sich anlegen. Diese Zellen scheinen keine Beziehungen zum Exsudatgewebe zu haben, sondern eher den Önocyten zu entsprechen.« (S. 202, Anm. 2.) Weiter unten widerspricht er sich aber selbst, indem er sagt: »Önocyten fand ich im Fettgewebe von *Claviger* nicht, wohl aber sehr dunkle, drüsenähnliche Zellen an den großen seitlichen Tracheenstämmen des Hinterleibes.« Es ist nicht ganz verständlich, was er nun eigentlich meint: die an den großen Tracheenstämmen liegenden Zellen sind sehr auffällige Gebilde, die aber weder in Größe noch in Gestalt mit den Myrmekophilendrüsen I irgend eine Ähnlichkeit haben, die man auch unmöglich für Drüsen ansprechen kann, da ihnen nie ein Ausführkanal eigen ist und die Struktur ihres Protoplasmas von der der Drüsen ganz bedeutend abweicht. Sie ähneln sehr den von WIELOWIEJSKI (1882) beschriebenen Önocyten, so daß ich sie für solche halte, da ich sie nicht als Drüsen deuten kann. Bei seinen Untersuchungen über die Önocyten der Honigbiene ist es KOSCHEVNIKOV (1900) aufgefallen, daß in diesen Zellen, wenn das Insekt einige Monate gelebt hat, gelbe Körnchen zu erscheinen beginnen, die sich mit dem Alter allmählich anhäufen. Es ist ihm unzweifelhaft, »daß die Körnchen Ausscheidungsprodukte sind die als Resultat der Lebenstätigkeit der Gewebe erscheinen«. Er hält die Önocyten für Excretionsorgane ohne Ausführgänge, für Zellen, die als Niederlage von Ausscheidungsprodukten dienen, die nie entleert werden. Auf Schnittserien durch *Claviger*, die zu verschiedenen Jahreszeiten gefangen worden sind, zeigte sich ebenfalls eine Verschiedenheit der Önocyten; bald zeigen sie keinerlei Einlagerungen, bald finden sich in ihnen dunkler gefärbte Einschlüsse, die mit jenen identisch sein können, zumal da sich auch jene in den gewöhnlichen Konservierungsflüssigkeiten nicht lösen. Jedoch scheinen hier diese Unterschiede nicht von dem Alter der Tiere abzuhängen, da ich auch im Herbst noch Tiere fand, deren Önocyten keinerlei Einschlüsse enthielten. Da die Önocyten ausschließlich in engster Verbindung mit den Tracheen stehen, so ist der Gedanke naheliegend, daß durch diese eine Entleerung derselben erfolgt — vielleicht eine Verbrennung der Abfallstoffe durch den Sauerstoff der Luft, doch ist eine experimentelle Kontrolle dieser Vorgänge schwer durchzuführen.

B. Mundwerkzeuge.

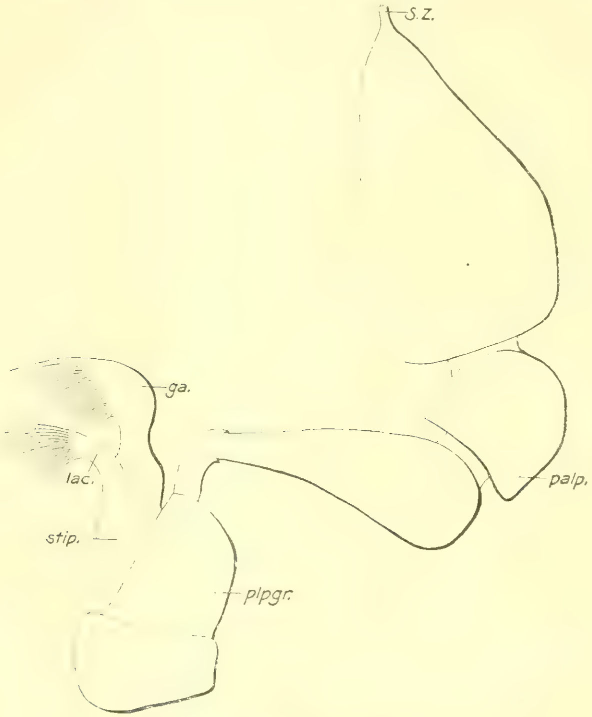
Bei dem hohen systematischen Wert, der den Mundwerkzeugen beigelegt wird, ist es nicht verwunderlich, daß die der *Claviger*-Arten schon untersucht worden sind. REDTENBACHER (1858) sagt von ihnen folgendes: »Oberlippe vorn abgerundet, Oberkiefer kurz, mit kurzer geteilter Spitze. Unterkiefer mit zwei sehr kurzen, pinselartigen, sehr lang behaarten Lappen. Kiefertaster nur mit einem einzigen deutlichen, fingerförmig gebogenen Gliede, aus dessen Spitze ein oder zwei Börstchen hervorragen. Kinn groß, quer viereckig, die dünnhäutige, an der Spitze sehr lang behaarte, mehrfach gebuchtete Zunge bedeckend. Lippentaster nur deutlich zweigliedrig, auf der Zunge aufliegend, ihr erstes Glied kugelig-eiförmig, das zweite lang, dünn, borstenförmig.« Bei GANGLBAUER (1895) findet sich über die Mundwerkzeuge nur wenig, und seine Angabe weicht etwas von der REDTENBACHERS ab. »Die Mandibeln sind stumpf und innen ungezähnt, die knieförmigen Taster sind knieförmig gekrümmt und an der Spitze mit zwei häutigen Anhängen versehen.«

Wird man schon durch diese Angaben für die Mundwerkzeuge des Käfers interessiert, so regt zu einer näheren Untersuchung die Angabe WASMANNS (1889) an, der sagt: »Die Clavigeriden zeichnen sich .... aus, durch .... die Verkümmerung der Freßwerkzeuge, vorzüglich der Taster .... Diese Bildung der Mundteile ist das wichtigste systematische Merkmal der Clavigeriden gegenüber den Pselaphiden, es ist auch von großer biologischer Bedeutung, die Clavigeriden sind nämlich sämtlich echte Gäste, die von den Ameisen gefüttert werden .... so ist das biologische Abhängigkeitsverhältnis der ganzen Clavigeridenfamilie in der Reduktion der Mundteile, speziell der Kiefertaster zum sichtbaren Ausdruck gekommen.«

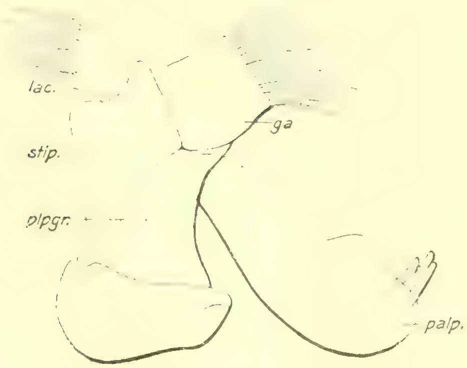
WASMANN erwähnt hier nur die Verkümmerung der Kiefertaster — doch ist es ihm selbstverständlich, daß auch die andern Mundteile verkümmert sind. Schauen wir sie uns einmal näher an und vergleichen sie mit denen eines Pselaphiden: In der Wahl unsres Vergleichsobjektes müssen wir freilich etwas vorsichtig sein, denn nach WASMANNS (1889) Angaben haben nur diejenigen Pselaphiden, die nicht oder wenigstens nicht ausschließlich bei Ameisen zu wohnen pflegen, »stark entwickelte viergliedrige Kiefertaster .... dagegen zeigen jene Gattungen, die ihren Wohnort nur in Ameisennestern haben, durchweg kürzere Kiefertaster.« So hat z. B. *Chennium* nur dreigliedrige Taster — es gibt also Übergangsformen, die man nicht wählen darf, wenn man erkennen will, wie weit die Umbildung bei *Claviger* gediehen ist. Meine Wahl fiel auf *Bryaxis haematica*, die in den Wäldern um Leipzig häufig und immer außerhalb der Ameisennester zu finden ist, also nicht in den Verdacht kommen kann, ein ungünstiges Objekt zu sein.

Betrachten wir zunächst die Maxillen von *Bryaxis haematica*, so fällt uns vornehmlich deren stattlicher viergliedriger Taster auf, der einen Sinneszapfen am letzten Gliede trägt (Textfig. 9 *palp*) — der Taster des *Claviger testaceus* (Textfig. 10 *palp*) ist dagegen nur eingliedrig und zeigt an seinem Ende drei Chitinlappen, die ebenfalls als

Sinnesorgane zu deuten sind, da Nerven an sie herantreten; ganz bedeutend mächtiger sind aber bei ihm Lacinia (*lac*) und Galea (*ga*) entwickelt, als zwei kurze pinselartig behaarte Lappen. Diese sind auch für ihn viel wichtiger, da seine Nahrung meist flüssig ist, wie weiter unten auseinandergesetzt werden soll; gleichzeitig dienen diese Borsten zur Sinneswahrnehmung, da an sie stattliche Nerven herantreten. Auch bei *Bryaxis haematica* finden wir Lacinia und Galea als pinselartige Gebilde ausgebildet; wie Textfig. 9 zeigt, sind sie aber hier



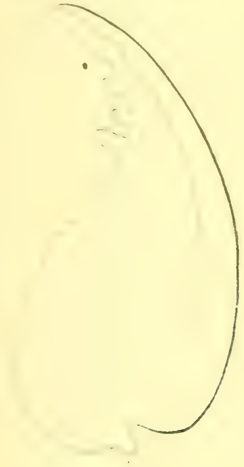
Textfig. 9.
Maxille von *Bryaxis haematica*.



Textfig. 10.
Maxille von *Claviger testaceus*.

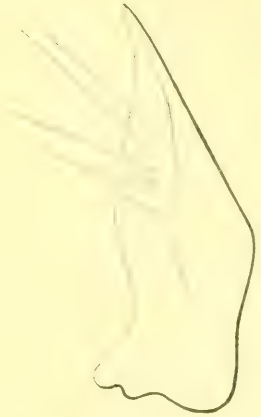
bei weitem nicht so gewaltig entwickelt. Entsprechend zeigt natürlich bei *Claviger* der Stipes, der Lacinia und Galea trägt, bei *Bryaxis* der Palpiger, der den Palpus trägt, eine stärkere Ausbildung. Bei einem andern freilebenden Pselaphiden, *Euplectus nanus*, ist die Lacinia noch unscheinbarer als bei *Bryaxis*.

Die Mandibel des *Claviger testaceus* besitzt keine kurze geteilte Spitze, wie REDTENBACHER (1858) angibt, sondern ist stumpf und ungezähnt (Textfig. 12). Auf ihrer inneren Seite finden sich aber einige große Borsten, die dazu beitragen, die pinselförmige Besetzung des Mundes zu vervollständigen. Die Mandibel von *Bryaxis haematica* (Textfig. 11) trägt dagegen an ihrer inneren Seite mehrere Zähne und ist überhaupt stärker als die des *Claviger*, so daß auch hier eine deutliche Rückbildung erkennbar ist.



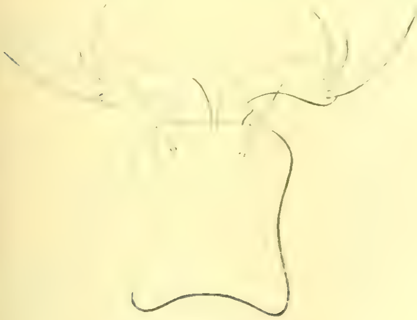
Textfig. 11.

Mandibel von *Bryaxis haematica*.



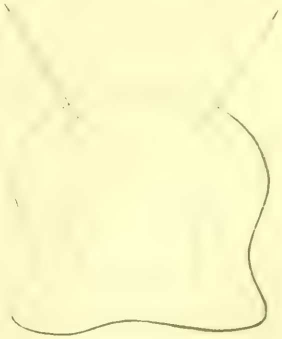
Textfig. 12.

Mandibel von *Claviger testaceus*.



Textfig. 13.

Ectolabium von *Bryaxis haematica*.

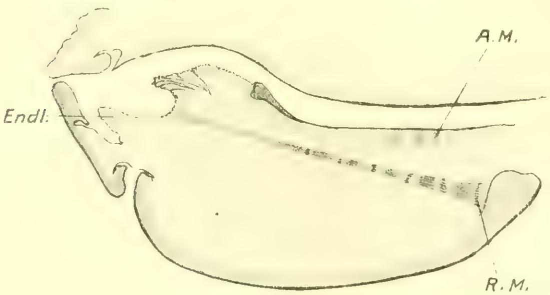


Textfig. 14.

Ectolabium von *Claviger testaceus*.

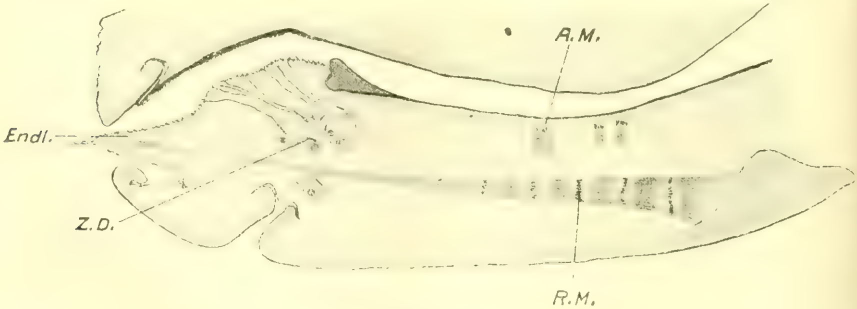
Die Unterlippe (Ectolabium) (Textfig. 14) zeichnet sich bei *Claviger* durch eine fast viereckige Gestalt aus. Ihr Tastapparat besteht nur aus einem kurzen Endglied, dem eine längere Borste aufsitzt. Vergleicht man diesen Apparat mit dem der *Bryaxis* (Textfig. 13), so findet man, daß auch er stark rückgebildet ist, denn jene besitzt noch einen ganz schön ausgebildeten Lippentaster: die äußere Lade wird durch eine Borste repräsentiert, die innere jedoch ist recht stattlich zweigliedrig.

Die Zunge (Endolabium) ist ein dünnhäutiges Gebilde, das seitlich mit stattlichen Haarbüscheln besetzt und »mehrfach gebuchtet« ist. Man sollte die Ausbuchtung besser Falten nennen, denn die Zunge kann vorgestreckt werden und zeigt in diesem Falle diese Ausbuchtung nicht mehr. Die Textfig. 15 zeigt die Zunge (*Endl*) in ihrer Ruhelage; die Ausstülpung erfolgt dadurch, daß sich die mit *AM* bezeichneten Muskeln, die nach den Seiten zu verstreichen, kontrahieren, den Oesophagus nach unten drücken und so die Leibeshöhlenflüssigkeit verdrängen. Diese sucht sich einen Ausweg und flutet rückwärts in den Körper, nach vorn aber drängt sie sich in die Falten der Zunge und stülpt diese nach außen, so daß sie dann ein Bild wie in Textfig. 16 bietet. Ein stattlicher



Textfig. 15.

Längsschnitt durch den Kopf des *Claviger testaceus* mit zurückgezogener Zunge.

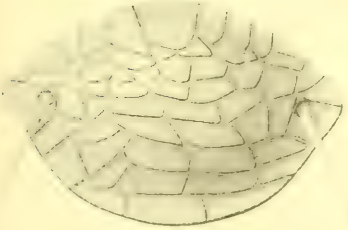


Textfig. 16.

Längsschnitt durch den Kopf mit vorgestreckter Zunge.

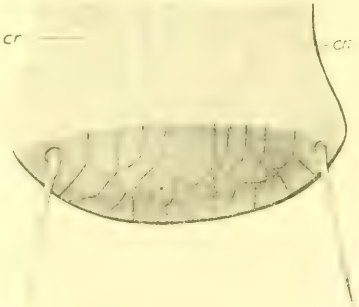
Muskel (Textfig. 15 und 16 *RM*), der genau in der Mittellinie des Körpers liegt und unpaar ist, sorgt durch seine Kontraktion dafür, daß die Zunge wieder zurückgezogen wird. Einen ähnlichen Mechanismus konnte ich bei *Bryaxis* nicht mit Sicherheit nachweisen. Der Nutzen, den *Claviger* von ihm hat, ist offensichtlich; er ermöglicht es ihm, die Pinsel, die zu beiden Seiten der Zunge sitzen, auszustülpen und mit ihnen seine flüssige Nahrung aufzutupfen. Auf der Zunge münden eine größere Zahl von »Zungendrüsen« von der Form der im Fühler auftretenden (Textfig. 16 *ZD*); in ihrer Lage erinnern sie sehr an die des *Anophthalmus tellkampfii* (Packard 1903, S. 74). Die Zunge ist von feinen Kanälchen vollständig überzogen, so daß sie in polygonale Felder geteilt erscheint; in den Kanälchen kann sich das Secret der Drüsen verteilen. Bei dem gänzlichen Fehlen von Speicheldrüsen werden sie deren Funktion übernommen haben. Die Drüsen, die in den Mund der *Bryaxis haematica* münden, haben ganz andre Gestalt und sind schon weiter oben beschrieben worden (S. 335) — ihre Funktion wird aber wohl die gleiche sein.

Dagegen findet sich an der Oberlippe des *Claviger testaceus* (Textfig. 17 und 18) eine ganz auffällige Umbildung, deren schon auf S. 335 gelegentlich der Besprechung der Drüsen im Kopfe des Käfers Erwähnung getan wurde. Schon in ihrer vorn abgerundeten Form und dadurch, daß sie nur ein einziges Paar Sinnesborsten besitzt, weicht sie bedeutend ab von der doppelt gebuchteten Oberlippe der *Bryaxis haematica* (Textfig. 19), die mehrere Sinnesborsten und zwei Sinneskuppeln trägt. Außerdem zeigt die der *Bryaxis haematica* nichts von der eigentümlichen Einteilung in einzelne, durch feine Kanälchen



Textfig. 17.

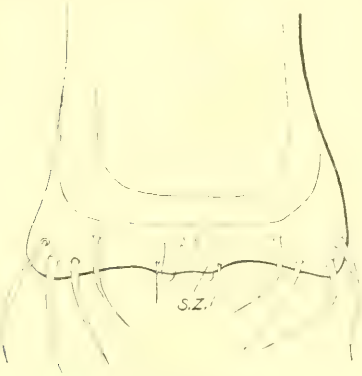
Oberlippe des *Claviger testaceus*. Von vorn.



Textfig. 18.

Oberlippe des *Claviger testaceus*. Von oben; der Clypeus ist abpräpariert.

voneinander geschiedene Felder, die bei *Claviger* so überrascht (Textfig. 17). Betrachtet man dessen Labrum nicht von vorn, sondern mehr von oben (Textfig. 18; der Clypeus ist abpräpariert!), so erkennt man, daß es von einer großen Anzahl feiner Kanälchen durchsetzt wird, von denen sich kurz vor ihrer Mündung je zwei bis vier zu einem stärkeren Kanal vereinigen (*cr*) — ganz wie in den Kribellen des Wasmannschen Exsudatgewebes. Es sind dies die Ausführkanälchen der S. 335 beschriebenen Drüsen, die den Wasmannschen völlig gleichen. Das Secret verteilt sich nun in den Kanälchen der Oberlippe und verdunstet hier. Die Oberlippe ist also zu einer Verdunstungsfläche, für ein flüchtiges Exsudat umgebildet, und entspricht dadurch völlig in seiner Funktion den gelben Exsudatbüscheln an der Hinterleibsbasis, unter denen sich ja die Kribellen des Wasmannschen Gewebes finden, dessen Secret sich auch auf ihnen ausbreitet und verdunstet.



Textfig. 19.
Oberlippe von *Bryaxis haematica*.

Der Epipharynx ist wie eine Bürste mit feinen Härchen besetzt (Taf. XI, Fig. 1 *Eph*). Die Funktion dieses Bürstchens ist aber nicht eine dem Käfer eigentümliche und durch seine Lebensweise bedingte: auch der Epipharynx von *Bryaxis haematica* und der einer ganzen Reihe ferner stehender Formen ist mit feinen Borsten besetzt.

Bei der Besprechung der Beziehung zwischen Biologie und Anatomie des Käfers werden wir nochmals auf die Mundwerkzeuge zurückkommen.

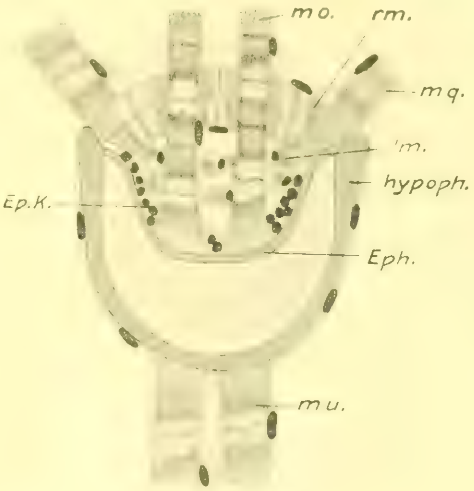
C. Darmkanal.

Wie bei allen Insekten ist der Darmkanal des *Claviger* in drei deutlich getrennte Abschnitte geteilt: In Vorderdarm oder Stomodäum, Mitteldarm oder Mesenteron, und Hinterdarm oder Proctodäum.

Das Stomodäum gliedert sich wiederum in drei Abschnitte, den Pharynx, Oesophagus und Proventriculus.

Vom Pharynx war schon gelegentlich der Mundwerkzeuge die Rede: der Hypopharynx geht völlig in die vorstreckbare Zunge über, deren Mechanismus oben beschrieben wurde, der Epipharynx ist mit Härchen bedeckt. Im Querschnitt zeigt sich der Pharynx hufeisenförmig bis ellipsenförmig, je nach der Kontraktion der Muskulatur; seine

Beweglichkeit ist zum größten Teile bedingt durch den Epipharynx (Textfig. 20 *Eph*), der aus einer viel dünneren Chitinplatte besteht als der Hypopharynx, gegen den er auch durch eine starke Muskelschicht ausgezeichnet ist. Die Muskeln verlaufen einerseits quer von der rechten zur linken in die Höhe gebogene Seite des Hypopharynx, die sich zu Muskelansatzstellen verbreitert (Textfig. 20 *rm*); anderseits in der Längsrichtung des Pharynx (*lm*). Außer diesen Muskeln, von denen die ersteren den Ring-, die letzteren den Längsmuskeln der übrigen Darmteile entsprechen, finden sich noch solche, die den Pharynx mit der Körperwand oben (Textfig. 20 *mo*) und seitlich (*mq*) verbinden. Die Quermuskeln dienen der Verengerung, die nach der Körperwand laufenden der Erweiterung des Pharynx. Die Längsmuskeln besorgen die Beförderung der Nahrung in den Oesophagus. Am Hypopharynx konnte ich nur Muskeln bemerken, die nach der unteren Körperwand verlaufen (*mu*), sie dienen dazu, den Pharynx bei der Nahrungsaufnahme zu erweitern. Das Epithel unter dem Pharynx der von mir untersuchten Tiere ließ selbst bei sonst ganz ausgezeichnet konservierten Exemplaren nie deutliche Zellgrenzen erkennen. Unter dem chitinigen Epipharynx liegen stets eine große Anzahl runder Zellkerne, unter dem Hypopharynx finden sich dagegen nur wenige, die außerdem eine langgestreckte Gestalt haben.

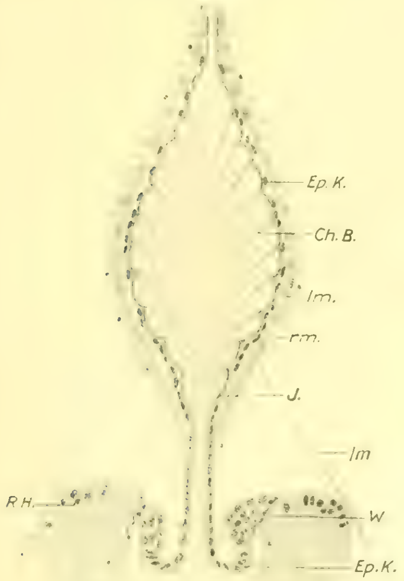


Textfig. 20.
Querschnitt durch den Pharynx.

Da *Claviger* zu den hypognathen Insekten gehört, steigt der Pharynx ziemlich steil aufwärts und geht am Ende des Kopfes unter einem Winkel von etwa 125° in den Oesophagus über. Dieser durchläuft den ganzen Hals, das erste Thoracalsegment und mündet im zweiten in den Proventrikel; bei seinem Durchtritt durch die Schlundcommissur verengert er sich etwas. Er zeigt eine sehr stattliche Ringmuskulatur, unter der sich fünf bis sechs Längsmuskeln, also nur sehr wenige, finden. Die chitinige Intima zeigt starke Faltung, die bei jedem Tiere anders erscheint, also wahrscheinlich von der Kontraktion der Muskulatur abhängig ist; eine bestimmte Anzahl von Längsleisten, wie sie für andre Insekten festgestellt wurden, konnte ich nicht herausfinden. Vom Epithel des Oesophagus gilt dasselbe wie von dem des Pharynx.

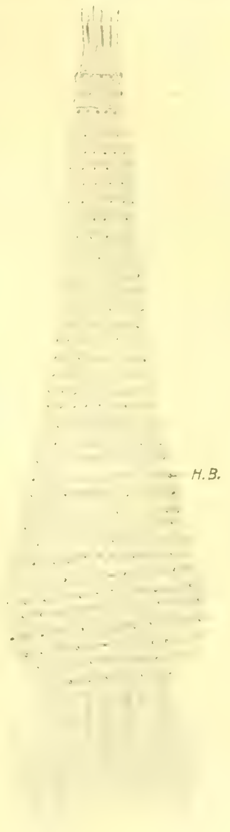
Bei den von ihm untersuchten *Anthrenus*-Larven konstatiert MÖBUSZ (1897) ein schön ausgebildetes Epithel, während BEAUREGARD (1885) und LIST (1887) bei den von ihnen untersuchten Insekten den Oesophagus ohne Epithelbelag fanden. MÖBUSZ sagt: »Am regelmäßigsten und höchsten ist das Epithel während und kurz nach der Häutung der Larve, während es später, wahrscheinlich durch secretorische Tätigkeit der Zellen, allmählich degeneriert und vielleicht ganz verschwindet.« Gilt das von einer Larve, so fand ich auch bei dem ausgebildeten *Claviger*, daß dieses undeutlich gewordene Epithel bei Tieren, die im Frühjahr im Freien gefangen und konserviert sind, leichter festzustellen ist, als bei solchen, die schon einen Sommer und einen Winter in Versuchsnestern überdauert haben, also schon einiges Alter haben. Aus zwei Gründen möchte ich es aber bezweifeln, daß dem Epithel des Stomodäums eine secretorische Funktion zukommt. Einmal bieten die mikroskopischen Bilder nie einen Anhalt dafür, daß die Zellen secernieren, dann aber findet sich nie eine Regeneration der Zellen. Würden diese secernieren, so könnte man nur annehmen, daß sie ein für den Verdauungsvorgang wichtiges Secret abscheiden; eines Tages nun würden die Zellen erschöpft sein — auch MÖBUSZ beobachtete ja, daß sie degenerieren — und der Käfer müßte des für ihn wichtigen Stoffes, der von ihnen ausgeht, entbehren und in seinem Verdauungsmechanismus müßte sich irgend eine Umwandlung vollziehen. Welcher Art diese sein könnte, ist schwer zu sagen, und es scheint mir einleuchtender zu sein, wenn man annimmt, daß die Epithelzellen gar nicht durch Secretion degenerieren, sondern daß sie vom Käfer selbst aufgelöst und anderweitig im Haushalte des Körpers verwendet werden. Ihre einzige Aufgabe, die Abscheidung des Chitins, das das Stomodäum auskleidet, haben sie erfüllt, dort wo sie stehen, sind sie überflüssig und es ist nur ökonomisch, wenn sie anderweit verwendet werden. Ein wundervolles Beispiel dieser Weiterverwertung von Stoffen, die in Organen aufgespeichert sind, die keine Funktion mehr haben, geben nach den Arbeiten von JANET (1907) die ♀ von *L. niger*, indem sie die Muskeln ihrer Flügel, die nach dem Hochzeitsfluge abgeworfen werden, auflösen und die so freiwerdenden Stoffe zum Aufbau der Eier verwenden.

Der Proventriculus, der bei andern Insekten mit mehr oder minder starken Chitinzähnen ausgestattet ist, zeigt sich bei *Claviger* ausgekleidet mit einer großen Menge dünner, langer Chitinhaare (Textfig. 21 *Ch.B.*), die auf regelmäßigen ringförmigen Falten des Chitins stehen; da sie auch in Längsreihen stehen, so ergibt sich ein sehr regelmäßiges Bild, wie es Textfig. 22 zeigt. Die alte Ansicht, daß der Proventriculus ein »Kaumagen« sei, zu der man gekommen war dadurch, daß man Zähne in seinem Innern fand, ist wohl jetzt von allen Forschern aufgegeben worden. Man sieht in ihm nur noch einen Apparat, der das Zurückgleiten der Speise aus dem Mesenteron verhüten soll — eine Ansicht, die meinen Befund vollständig bestätigt; die Haare wirken wie eine Reuße, zum Zerkleinern der Nahrung sind sie aber absolut unfähig. Die Vermutung, daß der Proventrikel des *Claviger* durch die Lebensweise des Käfers beeinflußt und etwa diese Borsten aus Zähnen nahe verwandter Arten umgebildet seien, bestätigte sich nicht, denn der Proventriculus von *Bryaxis haematica*, *Pselaphus heisei* und *Euplectus nanus*, sowie einiger nicht näher bestimmter



Textfig. 21.

Längsschnitt durch den Proventriculus von *Claviger testaceus*.



Textfig. 22.

Proventriculus von *Pselaphus heisei*, nach Behandlung mit KOH von außen; ***H.B***, Basis einer Borste.

Staphyliniden zeigt in seinem Innern ebenfalls Borsten, die ebenso angeordnet sind, wie bei *Claviger:* die Textfig. 22 ist nach dem Proventrikel des *Pselaphus Heisei* gezeichnet, von dem sich der des *Claviger* nur dadurch unterscheidet, daß bei ihm die Borsten nicht ganz so dicht stehen und weniger Querreihen vorhanden sind. Das Epithel ist nicht verschieden von dem des Pharynx und Oesophagus.

Über die Muskulatur des Proventriculus andrer Insekten hat man nicht immer völlige Klarheit erlangt. Nach MÖBUSZ stimmen nur darin sämtliche Forscher überein, daß die Längsmuskeln sehr dünn sind. Bei *Claviger* ist dagegen die Längsmuskulatur (Textfig. 21 *lm*), die innen liegt, ebenso stark ausgebildet wie die außenliegende Ringmuskulatur (*rm*). SCHNEIDER (1890), VAN GEHUCHTEN (1890) und RENGEL (1896) stellen fest, daß die Längsmuskeln die Einstülpung des Proventriculus in das Mesenteron nicht mitmachen, sondern kurz vor dessen Ende direkt auf jenes übergreifen. Bei der Übereinstimmung der Autoren ist kaum anzunehmen, daß sie sich täuschen. Wie Textfig. 21 zeigt, liegen die Verhältnisse bei *Claviger* anders; die Längsmuskeln des Proventrikels endigen auf diesem selbst noch ein Stück vor seiner Mündung ins Mesenteron, treten also nicht auf dieses über. Etwas unterhalb der Mitte des Proventrikels fassen an diesem die Längsmuskeln des Mitteldarmes *lm* an und greifen über die Ringmuskeln hinweg, so daß im weiteren Verlaufe des Darmes die Längsmuskeln außen liegen, innen aber die Ringmuskulatur oder besser ein Netzwerk, das aus Muskeln besteht, die in verschiedener Richtung verstreichen. Durch diese Anordnung der Längsmuskulatur ist die Einstülpung des Proventriculus in den Mitteldarm bedingt, die schon von einer ganzen Reihe von Autoren beschrieben worden ist (vgl. MÖBUSZ 1897, S. 12). Das Chitin (Textfig. 21) des Proventriculus bildet einen förmlichen Kragen, der in das Mesenteron ein kleines Stück hineinragt; unter ihm finden sich die dem Stomodäum eigentümlichen Epithelkerne (*Ep.K*), die in einen Wulst (*W*) mit zahlreichen Kernen ohne bestimmt ausgeprägte Zellgrenzen übergehen. An dieses Gewebe schließen sich die dem Mitteldarm eigentümlichen Zellen an (*RH*).

Der Speisebrei wird aus dem Proventrikel in das Mesenteron durch Kontraktion der Längsmuskeln übergeführt, die von diesem auf jenes übergreifen.

Eine Untersuchung des Stomodäums der *Bryaxis haematica* ergab, daß es keine sonderlichen Abweichungen von dem des *C. testaceus* zeigt.

Über das Mesenteron der Insekten ist im Laufe der Zeit eine große Literatur erschienen, was bei der Kompliziertheit der Vorgänge, die sich in diesem Darmabschnitt abspielen, nicht verwunderlich ist. Ich kann es mir ersparen, sie einzeln zu besprechen, da man die Resultate derselben in der Arbeit von Möbusz zusammengefaßt finden kann. Sind dort die Auffassungen und Resultate **Frenzels** (1886) zum größten Teile unbezweifelt verwendet, so fußen die vorliegenden Untersuchungen über *Claviger* auf der Arbeit Rengels (1898), die ich an eignen Präparaten nachprüfen und bestätigen konnte. Sie widersprechen denen Frenzels und werden im folgenden nochmals kurz dargestellt werden. Die Arbeiten Deegeners (1902 und 1904) beschäftigen sich mit dem Mesenteron von Larven.

Es ist für den Mitteldarm charakteristisch, daß sich in ihm überaus lebhaft secernierende Zellen finden, die durch diese Secretion so vollständig erschöpft werden, daß sie zugrunde gehen und durch neue ersetzt werden müssen. Sie unterscheiden sich also von den Drüsenzellen, die weiter oben besprochen wurden; diese funktionieren während des ganzen Lebens des Käfers, ohne jemals zu degenerieren, da sie von der Leibeshöhlenflüssigkeit ernährt werden.

Die Tatsache, daß die Zellen durch neue ersetzt werden, wurde schon von älteren Autoren erkannt und beschrieben; Frenzel (1886) und Adlerz (1890) kamen zu der Anschauung, daß dieser Ersatz allmählich erfolgt.

Durch die bedeutenden Arbeiten von Bizzozero (1889, 1891, 1893) wurde jedoch dargetan, daß die durch die Secretion erschöpften Zellen zu bestimmten Zeiten alle auf einmal abgestoßen und durch neue ersetzt werden.

Rengel hat diese Verhältnisse weiter untersucht (1896) und die bei der Abstoßung und Erneuerung der Zellen wirksamen mechanischen Vorgänge für *Hydrophilus* näher beschrieben (1898). Kurz vor der Abstoßung der Zellen ist das Darmlumen bei diesem Käfer von einem lückenlosen einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet, dem eigentlichen secernierenden Epithel, das die Lumina der zahlreichen Divertikel vom Darmlumen vollständig absperrt. Alle diese Zellen sondern an ihrem distalen Ende eine derbe Chitinmembran ab, die also zwischen Zellbasis und Membrana propria liegt, und da sich auch die Zellen daran beteiligen, die die Mündung der Divertikel versperren, so reicht sie auch über diese hinweg. In jedem Divertikel findet sich am distalen Pole ein Regenerationsherd (*a*), darauf folgend eine Zone langgestreckter Zellen (*b*), die bei einem Querschnitt durch den Divertikel radiale Anordnung zeigen, und im Mittelpunkt des kreisförmigen Querschnittes zusammenstoßen, so daß ein Lumen hier noch nicht vorhanden ist.

Die dritte bei weitem mächtigste Zone (*c*) besteht aus Epithelzellen, die denen im eigentlichen Darmtractus völlig gleichen; sie bilden das Bekleidungsepithel des Lumens im Divertikel, secernieren und füllen dieses mit ihrem Secret, das aber nicht mit dem Verdauungssecret identisch ist. Durch den hydrostatischen Druck dieses Secretes und durch den Druck der äußeren Längsmuskulatur, die das Secret zwischen die von dem Epithel des Darmlumens abgeschiedene Chitinmembran und die Membrana propria preßt, wird dieses Epithel von seiner Basis abgehoben und abgestoßen. Durch den gleichen Muskeldruck werden die vorher mit *c* bezeichneten Zellen in das Darmlumen befördert, dort breiten sie sich auf der Membrana propria aus, schließen allmählich wieder die Öffnungen der Darmdivertikel und funktionieren als neues Darmepithel. Von einer inneren Längsmuskelschicht und einer Ringmuskulatur, die zwischen ihr und der äußeren liegt, werden die peristaltischen Bewegungen des Darmes ausgeführt. Dies sind in Kürze die Verhältnisse im Mitteldarm des *Hydrophilus*, wie sie Rengel schildert.

Die Bilder, die mir auf meinen Präparaten im Mitteldarm des *Claviger* entgegentraten, waren so verschieden von denen Rengels und so mannigfaltig, daß es mir zuerst schwer wurde, eine Erklärung zu finden, die im Einklang stand mit den Erklärungen, die Rengel und andre Autoren für ihre Bilder geben.

Vermutet man im Mitteldarm des *Claviger testaceus* ein schön ausgebildetes, einschichtiges, das Darmlumen begrenzendes Cylinderepithel, wie es sich bei Carabiden, Dytisciden, Tenebrioniden, Chrysomeliden und vielen andern vorfindet — ich weise hin auf die Abbildungen bei Rengel (1898, Fig. 1 oder 4) für *Hydrophilus*, bei Möbusz (1897, Fig. 8, 10, 11) für die *Anthrenus*-Larve, und bei Sedlaczek (1902, Fig. 13—15) für *Myelophilus minor* und *Tomicus sexdentatus*, so wird man vergeblich danach suchen. Die Mehrzahl der Bilder zeigt eine große Menge eng aneinander gedrängter Divertikel, die gegen das Darmlumen keinen Zwischenraum zwischen einander lassen, distal aber etwas auseinander weichen und angefüllt sind mit Secrettropfen, unter die sich ein dunkler gefärbtes Protoplasma mischt (Taf. XI^a, Fig. 16). In dem dem Darmlumen zugewendeten Teile dieser Divertikel kann man keine festen Zellgrenzen konstatieren; diese treten distalwärts zunächst unbestimmt auf, nehmen weiter distalwärts bestimmtere Formen an und gehen über in den am distalen Pol des Divertikels gelegenen Regenerationsherd (*RH*). Wir kennen ihn schon aus der Rengelschen Arbeit, er dokumentiert sich durch mitotische Kernteilungsfiguren (Taf. XI^a, Fig. 15

und 17 *Mit*). Bisweilen sind in ihm keine Zellgrenzen nachzuweisen, wie Rengel auch für *Hydrophilus* angibt (Taf. XI^a, Fig. 16 Mitte), öfters aber ist er mit deutlichen polygonalen Zellen, die etwas auseinander weichen angefüllt (Taf. XI^a, Fig. 16 die beiden seitlichen Divertikel).

Es ist auch eine deutlich ausgebildete Membrana propria vorhanden (Taf. XI^a, Fig. 16 *mp*), auf der die Zellen der Regenerationscrypten und ein Teil der Zellen mit ausgeprägten Grenzen ruhen. In dem Regenerationsherd findet eine ununterbrochene Zellteilung statt; die neuen Zellen schieben die älteren vorwärts, und dort, wo sich die Zellen zweier solcher Zonen berühren, schieben sie sich durch gegenseitigen Druck aneinander in die Höhe; dabei lösen sie sich von der Membrana propria los, und so kommt es, daß man diese nicht auf der Grenze zwischen zwei Divertikeln findet. Die Tatsache, daß die Epithelzellen des Darmes bei *Hydrophilus* an ihrer Basis eine Chitinmembran abscheiden, veranlaßte mich, genau zu untersuchen, ob sich bei *Claviger* etwas ähnliches findet; das Resultat war gänzlich negativ: es findet sich keine Membran, die den Zellen als Stütze dient, wenn sie von der Membrana propria losgelöst sind; sie liegen direkt mit ihren Zellmembranen aneinander an. Weiter unten wird sich zeigen, daß dieser Tatsache noch eine besondere Bedeutung zukommt.

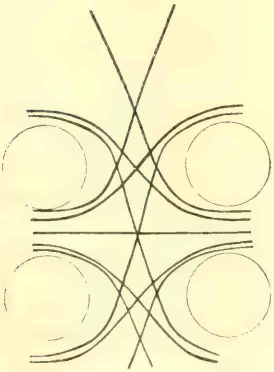
Die Untersuchung der Vorgänge im Divertikel lehrt weiterhin, daß in den Zellen bei dem Abrücken von dem Regenerationscentrum feine Tropfen eines Secrets (*Tr*) auftreten, das auch das Innere des Divertikels vollständig erfüllt. Auch sind nie feste Zellgrenzen nach dem Innern des Divertikels zu erkennbar — kontinuierlich geht der Zellinhalt in das Gemenge über, das jenes erfüllt. Gegen das Darmlumen zerfallen die Zellen; sie zerfließen förmlich, jede Zellgrenze verwischt sich, und selbst der Zellkern degeneriert (*K'*), er zeigt keine Chromatinstruktur mehr, und präsentiert sich bei Hämatoxylinfärbung als ein rundes schwarzes Gebilde. Bisweilen zerfällt er sogar in kleine Brocken. Dieses Gemenge von Secrettropfen und Zerfallsprodukten der Zellen erfüllt das Divertikel und ergießt sich ununterbrochen in das Darmlumen, um hier zur Verdauung beizutragen. Petrunkewitzsch (1900) glaubt, daß die Divertikel lediglich eine secretorische Bedeutung haben. Nach ihm erfolgt die Resorption der für das Tier brauchbaren Säfte durch die Tracheen, die sich zwischen die Divertikel einschieben. Da Fütterungsversuche, die ich bei *Claviger* anstellte, nicht den gewünschten Erfolg hatten, kann ich hierüber keine Angaben machen, doch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß eine Diffusion dieser Säfte in die Leibeshöhle durch die Membrana propria erfolgt, die auf gewissen noch näher zu bezeichnenden Stadien (Taf. XI^a, Fig. 13 und 17 *mp*) ohne Zellenbelag ist, und eine nur sehr dünne Scheidewand zwischen Darmlumen und Leibeshöhle darstellt. Wäre sie chitinig, so wäre eine solche Durchlässigkeit derselben unwahrscheinlich; sie löst sich aber in Kalilauge vollständig auf, wird also nicht aus Chitin bestehen und einer Diffusion kein mechanisches Hindernis bieten.

Wie aus den vorhergehenden Darlegungen erhellt, findet sich bei *Claviger* eine kontinuierliche Secretion, wie auch bei andern Käfern, aber mit dem Unterschiede, daß die verbrauchten Zellen allmählich abgestoßen werden. Bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius* gibt es nach Rengel (1898) nur eine periodische, plötzliche Abstoßung sämtlicher verbrauchter Zellen.

Ich fand nun, daß sich bei *Claviger* neben der allmählichen Abstoßung einzelner Zellen zu bestimmten Zeiten eine Abstoßung sämtlicher secernierender Zellen findet.

Ehe wir uns aber der Schilderung dieser Verhältnisse zuwenden können, müssen wir der Muskulatur des Mitteldarmes gedenken.

Diese ist bei *Claviger* nicht minder kompliziert als bei *Hydrophilus*, für den Rengel (1898) eine innere zarte Längsmuskelschicht, eine derbe Lage von Ringmuskeln und eine etwas entfernt liegende äußere Längsmuskelschicht gefunden hat. Der Umstand, daß er gerade über die Muscularis zu andern Resultaten gelangt als Bizzozero (1893) und Vangel (1886), die denselben Gegenstand vor ihm behandelten, zeigt, wie schwierig es ist, sich ein klares Bild über den Verlauf der Muskeln zu machen. Man ist zunächst geneigt bei *Claviger* ebenfalls eine innere Längs- und über dieser eine Ringmuskulatur anzunehmen, wenn man die Muscularis auf Schnittserien verfolgt. Flächenpräparate zeigen aber, daß die inneren Muskeln ein Netzwerk bilden, wie es Textfig. 23 zeigt, von dem die Divertikel außen förmlich umschnürt werden. Auf Schnitten erhält man durch diese Muscularis bald Längs-, bald Querschnitte, und kommt so zu der falschen Annahme, daß es sich um Ring- und Längsmuskeln handle (Taf. XI^a, Fig. 13—17 *im*).



Textfig. 23.
Schema der inneren Muskulatur des Mitteldarmes.

Zu diesen gesellen sich äußere Längsmuskeln (Taf. XI^a, Fig. 13—17 *lm*). Man findet sie nie zwischen den Divertikeln, sie liegen vielmehr immer dem distalen Pol derselben auf. Sie unterscheiden sich also in ihrer Lage von denen des *Hydrophilus*, und auch ihre Funktion ist eine völlig andre als bei jenem Käfer, von der RENGEL sagt: »Es will mir scheinen, als ob die ganze Aufgabe des äußeren Längsmuskelsystems darin bestehe, daß es berufen ist, bei der periodischen Abstoßung des Mitteldarmepithels und der Hereinschiebung der Divertikel in das Darmlumen behufs Auskleidung des Mitteldarmes mit neuem Epithel eine hervorragende Rolle zu spielen« (1898, S. 449). Er schildert dann ganz ausführlich die Verschiebung in der Lagebeziehung zwischen Divertikel und Längsmuskeln bei der Kontraktion der Ringmuskeln und die Funktion der Längsmuskeln bei Abstoßung des Epithels. Bei *Claviger* fand ich, daß hierbei die Netzmuskeln wirksam sind, während die Längsmuskeln lediglich die peristaltischen Bewegungen des Darmes besorgen; dadurch, daß sie am Proventrikel anfassen und auf das Proctodäum übergreifen, scheinen sie besonders dazu geeignet zu sein. Bei *Hydrophilus* besorgen, wie schon oben bemerkt wurde, die beiden inneren Muskelschichten die peristaltischen Bewegungen; bei *Claviger* würden sie infolge ihrer netzförmigen Anordnung einander entgegenarbeiten.

Nachdem wir uns eine Kenntnis der Muskulatur verschafft haben, kehren wir zu den Zellen zurück, die den Darm auskleiden.

Bei einem Tier, das im August konserviert worden ist, finden wir im Mesenteron überhaupt keine Divertikel (Taf. XI^a, Fig. 13). Auf der Membrana propria, die ganz leicht ausgebuchtet ist, sitzen in Abständen die Regenerationsherde (*RH*), die secernierenden Zellen fehlen fast vollständig, und zwischen je zwei solchen Zellkomplexen verläuft die Membrana propria (*mp*) ohne jeden Zellbelag. Zwischen ihr und der Längsmuskulatur (*lm*) erkennen wir die schräg angeschnittenen Muskeln des Netzmuskelwerkes (*im*). Wir haben es hier mit einem Stadium zu tun, das uns weiter unten noch einmal beschäftigen wird; es ist jenes, in dem soeben alle durch Secretion erschöpften Zellen abgestoßen worden sind, die wir als wurstförmige Masse, in der wir aber noch deutlich die Chromatinbrocken der Kerne und die Tropfen des Secretes bemerken können, im Darmlumen liegen sehen.

Was geschieht nun weiter? Ein andres Tier gibt uns darüber Aufschluß. In dem Regenerationsherd sind die Zellen in ununterbrochener Teilung begriffen; die neuen Zellen breiten sich auf der Membrana propria aus, bis sie sich mit denen benachbarter Gruppen berühren (Taf. XI^a, Fig. 14). Jede macht jetzt noch den Eindruck einer Knospe; wie die Blumenblätter in einer solchen sind die Zellen zusammengefaltet, und über dem Ganzen lagert nach dem Darmlumen zu eine fein granulierte Substanz (*RS*) — offenbar Reste des Produktes der vorhergegangenen Secretionsperiode.

Die Zellen werden immer zahlreicher. Auf der Membrana propria haben sie keinen Platz mehr, und sie beginnen sich aneinander hochzuschieben (Taf. XI^a, Fig. 15) (vgl. S. 353). Gleichzeitig fangen auch die Muskeln des Netzwerkes an, sich langsam zu kontrahieren, und da sie um die Regenerationsherde herumgelagert sind, zeigt der Darm jetzt auch nach außen schon kräftigere Ausbuchtungen als in den beiden vorausgehenden Stadien. Im Innern der Zellen erscheinen die ersten zunächst recht kleinen Secrettropfen, von denen bereits einige in das Darmlumen entleert werden. — Auf diesem Stadium sah ich auch bei zwei Tieren den »Stäbchensaum« (*SS*), den alle Autoren erwähnen und über den von jeher die lebhafteste Meinungsverschiedenheit geherrscht hat. Die Ansicht, daß er aus Chitin bestehe, um die Darmzellen gegen Verletzung durch harte Nahrungspartikelchen zu schützen — von Adlerz (1890), Vangel (1886), Beauregard (1885) u. a. vertreten —, ist dadurch widerlegt, daß sich der Mitteldarm stets in KOH völlig auflöst — und auch die Ansicht Mingazzinis (1890), daß es Cilien seien, an welchen langsame aktive Bewegungen wahrzunehmen seien, ist nicht unwidersprochen geblieben. Möbusz findet den Stäbchensaum auch, kann aber »zur Lösung dieser Streitfrage nichts beitragen. Der Saum kann übrigens, namentlich an alternden Zellen, zuweilen fehlen«. Bei *Claviger* fehlt er sogar oft, und wo er vorhanden ist, erstreckt er sich nicht über den ganzen Mitteldarm, sondern geht unmittelbar in die granulierte Substanz über, die ich weiter oben als zurückgebliebenes Secret deutete (Taf. XI^a, Fig. 14, 15). Ich bin der Meinung, daß er nur eine besondere Anordnung dieses Secretes darstellt, und diese Ansicht wird dadurch gestärkt, daß ich mehrmals in Secrettropfen, die sich noch gar nicht in das Darmlumen entleert hatten, eine Struktur fand, die dem Stäbchensaum völlig glich, und die ich auf Taf. XI^a, Fig. 15 *St.F* abbilde.

Je mehr Zellen von dem Regenerationsherd aus nachgeschoben werden, je lebhafter die Secretion dieser Zellen ist, desto häufiger wird auch die Schicht des zurückgebliebenen Secrets durchbrochen, bis sie schließlich gänzlich schwindet. Dieses Stadium zeigt Taf. XI^a, Fig. 16. Die ältesten Zellen zerfallen vollständig und werden abgestoßen, neue treten an ihre Stelle: wir befinden uns völlig in der Periode der allmählichen Abstoßung und des Ersatzes der Zellen, wie sie oben geschildert wurde, die wahrscheinlich einige Zeit andauert.

Einmal aber hört der Zellersatz auf: bis herab an die Grenze des Regenerationsherdes zerfallen sämtliche Zellen und Kerne (Taf. XI^a, Fig. 17). Die Divertikel sind jetzt angefüllt mit den Secrettropfen, die wir auch auf den andern Bildern fanden; daneben fallen dunkler gefärbte ovale Gebilde auf, die man für degeneriertes Protoplasma der Zellen halten muß, denen sie in ihrer Lage — sie sind wie jene schräg zur senkrechten Achse des Divertikels gestellt — entsprechen. In ihnen finden sich die schwarz gefärbten Brocken des gleichfalls degenerierten Chromatins (K'). Neben diesen Vorgängen im Innern des Divertikels läuft eine starke Zusammenziehung des Netzmuskelwerkes her, durch die die Regenerationsherde von dem andern Teile des Divertikels förmlich durch eine Einschnürung getrennt werden. Die Wirkung dieses Muskeldruckes ist so stark, daß auch die einzelnen Divertikel, die sich bisher aneinander anschmiegten, voneinander getrennt werden und nun isoliert ins Darmlumen hineinragen oder sich an benachbarte etwas anlehnen, wie es auf Taf. XI^a, Fig. 17 dargestellt ist. Es leuchtet ein, daß die Divertikel durch diese Auseinanderreißung ihre Stützen verlieren. Bedenkt man weiter, daß auch in ihrem Innern eine weitgehende Zersetzung der Zellmembranen stattgefunden hat, so wird man zugeben, daß das Divertikel jetzt ein recht gebrechliches Ding geworden ist, das durch mechanische Einwirkung leicht zerrissen werden kann. Und diese Zerreißung erfolgt auch wirklich, nämlich an der Grenze zwischen Regenerationsherd und den Zerfallsprodukten durch eine verstärkte Kontraktion der Netzmuskeln. Damit ist die Abstoßung der verbrauchten Zellen vollendet. Die Muskulatur streckt sich wieder, und wir gelangen zu dem Stadium zurück, das Taf. XI^a, Fig. 13 darstellt, von dem wir bei unsern Betrachtungen ausgingen.

Ein Beweis für die angegebenen Vorgänge würde es sein, wenn es gelänge, durch Messungen nachzuweisen, daß der Mitteldarm in dem letzten Stadium eine bedeutende Verkürzung gegen das erstere erfahren hat. RENGEL (1898) versuchte für *Hydrophilus* ähnliche Messungen, kam aber zu keinem Resultat, da sich »an einem Individuum nur ein Entwicklungsstadium beobachten läßt, und da die ganzen Käfer ebenso wie ihre einzelnen Organe in bezug auf die Größe außerordentlichen Schwankungen unterworfen sind« (S. 451). Mit Mittelwerten hat er nicht operiert, da er sich davon keinen großen Erfolg versprach. Indem ich davon ausging, daß, je größer der Käfer, desto größer auch sein Mitteldarm sein werde, versuchte ich es dennoch mit Mittelwerten. Ich nahm als Einheit die Länge des Mitteldarmes und setzte sie in Beziehung zur Länge des ganzen Tieres, führte diese Messungen für zehn Exemplare vom Stadium (Taf. XI^a, Fig. 17) und für zehn Exemplare vom Stadium (Taf. XI^a, Fig. 14) (Stadium Taf. XI , Fig. 13 bekam ich zu selten) aus, und zog aus diesen Zahlen den Mittelwert und fand so, daß sich der Mitteldarm zum ganzen Tier verhält

nach der Abstoßung wie 1 : 2,56,
vor der Abstoßung wie 1 : 3,42.

Die Verkürzung durch die Kontraktion der Muskeln ist also eine ganz bedeutende!

Über die Zeit, in welcher ein einmaliger solcher Cyclus sich vollzieht, möchte ich es nicht wagen, bestimmte Angaben zu machen, da man ja stets an einem Tier nur ein Stadium beobachten kann. Fängt man den Käfer im Mai zur Zeit der Geschlechtstätigkeit und des lebhaftesten Stoffwechsels, und konserviert ihn sofort im Freien, damit er nicht erst eine Hungerperiode im künstlichen Nest durchmachen muß, so bekommt man fast stets die Bilder wie sie auf Taf. XI^{a}, Fig. 16 und 17 dargestellt sind, und dasselbe gilt, wenn man den Käfer im Nest mit vielen Larven der Wirtsameise hält und reichlich füttert. Entweder findet nun die Abstoßung sehr selten statt, oder der Wiederaufbau der Divertikel ist ein äußerst rapider, doch widerspricht dem, daß man mitotische Figuren nur selten findet. Eine Beobachtung macht es mir wahrscheinlich, daß die Abstoßung nur durch besondere Umstände bedingt wird: durch Hunger und ungünstige Lebensbedingungen. Findet der Käfer im künstlichen Nest keine Larven, denen er den Nahrungstropfen stehlen kann (vgl. S. 374) und auch sonst keine Nahrung, oder befindet er sich in der winterlichen Ruheperiode, so sind die auf Taf. XI^{a}, Fig. 13, 14, 15 dargestellten Stadien viel häufiger, und ich verdanke fast meine sämtlichen Präparate solchen Exemplaren.

Wir kommen also zu dem Resultat: bei *Claviger testaceus* findet im Mitteldarm eine Secretion statt, durch die die secernierenden Zellen erschöpft werden. Sie werden nach und nach abgestoßen und durch neue ersetzt. Zu gewissen Zeiten erfolgt neben dieser allmählichen Abstoßung eine solche sämtlicher secernierender Zellen, die vielleicht durch ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird.

Der Gedanke, daß diese noch nicht beobachteten Vorgänge eine durch die Lebensweise bedingte Eigentümlichkeit des Käfers seien, gab Veranlassung andre Ameisengäste zum Vergleich heranzuziehen. Bei *Lomechusa strumosa*, *Atemeles emarginatus* und *Hetaerius ferugineus* lagen jedoch andre Verhältnisse vor, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, und ich wandte mich den nahe verwandten Formen unter den Pselaphiden zu, die nicht myrmecophil sind. Wie schon im Stomodäum, so fand ich auch hier wieder große Übereinstimmung zwischen *Claviger testaceus*, *Bryaxis haematica* und *Euplectus nanus*. Letztere gaben nur Bilder, die völlig denen bei *Claviger* entsprechen, wie sie Taf. XI^{a}, Fig. 14 und 17 darstellen. Da diese Anfang und Ende der Reihe bedeuten, so kann man wohl mit Recht annehmen, daß sich auch die zwischenliegenden finden werden, die ich nicht zu Gesicht bekam, da mir von diesen Tieren keine so große Zahl von Präparaten zur Verfügung standen, wie von *Claviger*. Ein Unterschied bestand nur insofern, als die Divertikel bei *Claviger* breiter sind, so daß man auf einem Querschnitt deren 12—13 antrifft, während man bei *Bryaxis haematica* 17—18 findet.

Bedenkt man, daß der Darm beider Tiere in so komplizierten Funktionen übereinstimmt, so ist man nicht geneigt, die Verminderung der Zahl der Darmdivertikel für eine Rückbildung zu halten — man kommt vielmehr zu dem Schluß, daß der Mitteldarm ebenso wie das Stomodäum des *Claviger* genau so vollständig funktioniert, wie der seiner nahen Verwandten, die nicht im Ameisenstaate leben.

Das Proctodäum ist ähnlich wie das Stomodäum ectodermalen Ursprunges, und ähnelt darum diesem histologisch sehr, worauf schon früher von Forschern hingewiesen wurde. Es ist in Rectum und Colon geteilt, die histologisch keine Unterschiede aufweisen und macht den Eindruck eines dünnwandigen, zweiteiligen Schlauches, dem keine andre Funktion zukommt als die Defäkation. Man unterscheidet an ihm eine Längsmuskulatur, unter dieser eine Ringmuskulatur, die vor der Mündung in die Cloake einen Sphincter formiert, die Basalmembran und Epithel, das wiederum sehr flach gedrückt erscheint und keine deutlichen Zellgrenzen erkennen läßt. Die chitinige Intima ist in starke Falten gelegt, denen das Epithel folgt. Bei *Bryaxis haematica* finden sich ganz die gleichen Verhältnisse, so daß auch hier keine Abweichung zu konstatieren ist.

MALPIGHIsche Gefäße finden sich vier, von denen sich wieder je zwei zu einem Gefäß vereinigen, ehe sie an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm in den Darmtractus einmünden.

In die Cloake münden eine ganze Anzahl von Drüsen: zunächst Drüsen vom Typus der Schmierdrüsen (Textfig. 8), deren Lage (Taf. XI^{b}, Fig. 11 *SD*) angibt. Sie sind beiden Geschlechtern eigentümlich. Da keine Gelenke an dieser Stelle vorhanden sind, die sie durch ihr Secret beweglicher machen könnten, so vermute ich, daß sie eine ähnliche Funktion haben wie die Stinkdrüsen der Carabiden und Dytisciden (DIERCKX 1899), mit denen sie freilich morphologisch nicht verglichen werden können.

Ebenfalls beiden Geschlechtern kommen Drüsen vom Typus der

Hautdrüsen (Taf. XI, Fig. 5) zu, die ihr Secret dorsal von der Mündung des Geschlechtsapparates in die Cloake ergießen (Taf. XI^a, Fig. 11 *D'*).

D. Geschlechtsapparat.

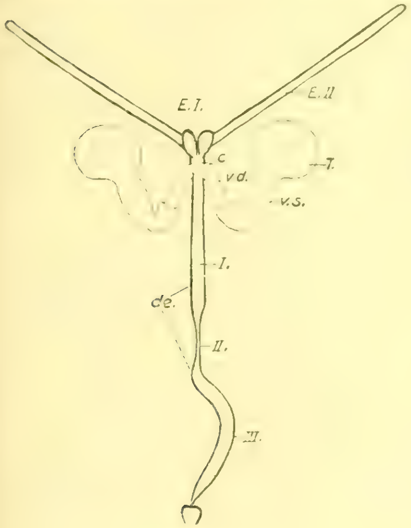
a. Der männliche Geschlechtsapparat.

Über den männlichen Geschlechtsapparat geben die alten Arbeiten von Dufour (1825), Suckow (1828) und Burmeister (1832) sehr wichtige Aufschlüsse, doch ist es recht kompliziert, sich durch sie durchzufinden, da »man damals für das männliche Genitalsystem der Coleopteren, das ja bekanntlich in unglaublicher Mannigfaltigkeit auftritt, noch keinen einheitlichen Gesichtspunkt kannte. Man beschrieb daher jede Form für sich, ohne Vergleich mit andern Systemen, was auch zahlreiche verschiedene Bezeichnungen für morphologisch gleichwertige Organe zur Folge hatte« (Escherich 1894 b). In diese Verwirrung bringt Palméns Arbeit: »Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten« (1884) Ordnung. Er findet, daß sich auf Grund der ectodermalen oder entodermalen Herkunft der Organe bestimmte Schemata des Genitalsystems aufstellen lassen. Auf dieser Arbeit baut Escherich (1894 a) weiter und zeigt, daß außer dem Ductus ejaculatorius noch ein Teil der Anhangsdrüsen ectodermaler Herkunft ist. Er ist demgemäß in der Lage, das große Heer der Anhangsdrüsen in zwei Gruppen teilen zu können, in die ectodermalen (Ectadenien) und in die mesodermalen (Mesadenien). Die Organe des Mesoderms bezeichnet er als primäre, die des Ectoderms als sekundäre Geschlechtsorgane. Bei meinen Untersuchungen über die Drüsen des *Claviger* drängten sich mir die Drüsenbilder des männlichen Geschlechtsapparates förmlich auf. Wenn man bei ihnen auch keine durch die Lebensweise bedingten Umbildungen erwarten kann, so sei es mir doch erlaubt ihrer hier Erwähnung zu tun, zumal da sich in der Literatur noch keine Angabe über sie findet.

Der Hoden zeigt sich bei der Präparation als ein opalisierendes Bläschen, das sich auf Schnitten aus einer größeren Anzahl dicht aneinander gedrängter Blindschläuche (18—20 auf einen Querschnitt) zusammengesetzt erweist, die radiär angeordnet sind und sich in einem gemeinsamen starken Sammelkanal vereinigen. Die Spermatogonien liegen in dem peripheren Teil der Blindschläuche, die in ihrem nach innen gerichteten Teil mit fertigen Spermatozoen vollgestopft sind. Eine bindegewebige Hülle umgibt alle diese Schläuche und vereinigt sie zu einem bläschenartigen Gebilde, an dem keine Muscularis nachweisbar ist.

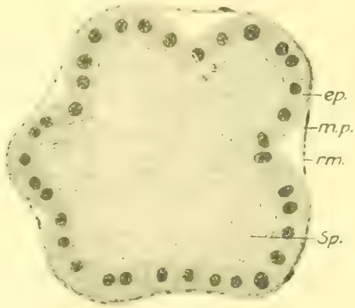
Auffallende Verschiedenheit von den bisher beschriebenen Formen zeigt das Vas deferens. Es zerfällt in zwei histologisch scharf voneinander unterschiedene Abschnitte, nämlich in die Vesicula seminalis und das Vas deferens bis zu seinem Eintritt in den Ductus ejaculatorius.

Die Vesicula seminalis (Textfig. 24 *vs*) setzt unmittelbar an dem Hoden an (Textfig. 24 *T*), ist also mit diesem nicht, wie bei andern Formen, durch einen Teil des Vas deferens verbunden. Man könnte geneigt sein, sie für einen Teil des Hodens zu halten, doch steht dem einmal ihre histologische Beschaffenheit entgegen, dann aber auch das völlige Fehlen eines Organs, das man in diesem Falle für eine Vesicula seminalis ansprechen könnte. Nur eine leichte Einschnürung markiert den Übergang des Hodens in dieses Gebilde, an dem man eine Ringmuskulatur (Textfig. 25 *rm*), die Membrana propria (*mp*) und einen Epithelbelag (*ep*) aus annähernd kubischen Zellen unterscheidet. Es liegt zu $^3/_4$ seiner Länge in der Längsachse des Tieres von vorn nach hinten gerichtet, um dann plötzlich umzukehren und in der entgegengesetzten Richtung zu verlaufen. An ihrem Übergang ins Vas deferens zeigt die Vesicula seminalis fünf nicht ganz gleiche bauchige Anschwellungen, wie sie Textfig. 25 im Querschnitt zeigt, in die das Vas deferens wie in einen Kelch eingesenkt erscheint. Eine drüsige Funktion kommt den Epithelzellen der Vesicula seminalis nicht zu.



Textfig. 24.

Schema des ♂ Geschlechtsapparates; die sekundären Geschlechtsorgane sind stark gezeichnet.



Textfig. 25.

Querschnitt durch die Vesicula seminalis.

Die hohen cylindrischen Epithelzellen des Vas deferens (Textfig. 24 *vd*) jedoch secernieren stets sehr stark und erfüllen den ganzen Hohlraum des Gefäßes mit einem stark färbbaren Secret. Es gibt drei deutlich voneinander unterschiedene Abschnitte im Vas deferens. Der Teil, der unmittelbar auf die Vesicula seminalis folgt (Taf. XI, Fig. 8*a*), besteht aus hohem cylindrischen Epithel, das überaus fein und gleichmäßig granuliert ist und sich ebenso wie sein Secret stark mit Hämatoxylin färbt. Die in Taf. XI, Fig. 8 mit *b* bezeichneten Zellen färben sich dagegen fast gar nicht mit Hämatoxylin, nehmen aber sehr begierig Eosin auf; auch das von ihnen ausgeschiedene Secret färbt sich stark mit Eosin, und auf einem Schnitt mit Doppelfärbung Hämatoxylin-Eosin erkennt man in dem Abschnitt *b* nebeneinander das mit Hämatoxylin färbbare und das eosinophile Secret, die sich aber späterhin miteinander mischen. Die Zellen des Abschnittes *b* sind sehr verschieden gestaltet (Taf. XI, Fig. 9); indem die einen platt gedrückt, die dazwischen liegenden aber sehr verlängert sind, bilden sich zwei bläschenförmige Räume, die vielleicht dazu bestimmt sind, die Spermatozoen zu abgemessenen Portionen zusammenzuballen. Diese Zellen zeigen eine schaumige Struktur (Taf. XI, Fig. 9*b*).

Der in der Textfig. 24 mit *c* bezeichnete Abschnitt ist schon bei der Präparation unter der Lupe auffällig. Er bildet ein deutlich abgesetztes Bläschen an der Mündung des Vas deferens in den Ductus ejaculatorius; auf Schnitten zeigt er sich von derselben histologischen Beschaffenheit, wie der Abschnitt *a*.

Der Transport der Spermatozoen im Vas deferens wird durch eine feine Längsmuskulatur besorgt (Taf. XI, Fig. 8 und 9 *lm*).

Die bisher beschriebenen Organe sind primäre Geschlechtsorgane, um die Bezeichnung ESCHERICHS anzuwenden. Zu ihnen gesellen sich als sekundäre der Ductus ejaculatorius und zwei Paar von Ectadenien (Textfig. 24 sekundäre stärker gezeichnet).

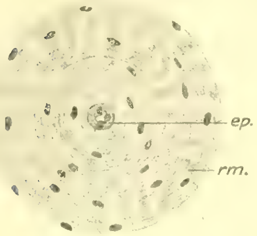
Die beiden Ectadenien unterscheiden sich voneinander nur durch ihre Ausdehnung; wie Textfig. 24 zeigt, ist die eine (*E.II*) sehr lang, während die andre (*E.I*) bedeutend kürzer ist. Die folgende histologische Beschreibung gilt für beide gleichmäßig. Bei der Präparation unter der Lupe fällt uns die größere sofort auf, wenn wir das Abdomen ventral öffnen, und da sie sich vielfach aufknäuelt und um alle andern Organe herumschlingt, bereitet sie der Präparation einige Schwierigkeit. Ihr Lumen zeigt perlschnurartige Kammerung (Taf. XI, Fig. 6), von der man sich am besten an einem mit Glyzerin oder Nelkenöl aufgehellten Präparat überzeugt. Ein Querschnitt durch eine dieser Kammern gibt folgendes Bild (Taf. XI, Fig. 6): eine überaus feine Längsmuskulatur (*lm*) bildet den äußeren Belag dieser Drüsen, auf sie folgt die Membrana propria (*mp*) und auf diese die ungleich großen Epithelzellen (*ep*). Die chitinige Intima (*I*) wurde mit KOH isoliert — auf Querschnitten ist sie ebenfalls mehr oder minder deutlich zu erkennen.

Die kleine Drüse zeigt keine solche Kammerung; sie besteht gewissermaßen nur aus einer einzigen solchen Kammer, wie sie die große Ectadenie zusammensetzen, von der sie sich sonst nicht unterscheidet.

Eine auffallende Verschiedenheit zeigt das Secret der Ectadenien und das Vas deferens. Im letzteren bietet sich dem Beschauer immer das gleiche Bild (Taf. XI, Fig. 9): eine ununterbrochene Secretion in feinen dicht gedrängten Strahlen, die sich in der Färbung kaum von der Zelle, die sie produziert, unterscheiden. In den Ectadenien dagegen erfolgt keine ununterbrochene Secretion. Das Secret tritt aus den Zellen tröpfchenweise hervor (Taf. XI, Fig. 6*a* und 7), so daß man ein von jenem völlig verschiedenes Bild erhält. Dann verteilt es sich in dem Lumen, das es schaumig (Taf. XI, Fig. 6 *b*) oder als feinkörnige Masse (*c*) erfüllt. Die Tröpfchen sind mit Hämatoxylin sehr stark färbbar. Diese Verschiedenheit der Secretion suche ich mir daraus zu erklären, daß das Secret im Vas deferens ungehindert aus den Zellen austreten kann, während diesem Prozeß in den Ectadenien die chitinige Auskleidung derselben einigen Widerstand entgegensetzt. Bei der Feinheit dieser Intima sind mir vielleicht Poren entgangen, die sie durchsetzen. In den Ectadenien von *Carabus morbillosus* findet ESCHERICH (1894 a) Regenerationszellen, die bestimmt sind, die durch die Secretion erschöpften Zellen zu ersetzen. Der Vorgang erinnert stark an die Regeneration des Epithels des Mitteldarmes, wie sie sich FRENZEL (1885) vorstellte — bei *Claviger* konnte ich in keiner der Drüsen irgendwelche Zellen feststellen, die einen derartigen Ersatz bewirken könnten.

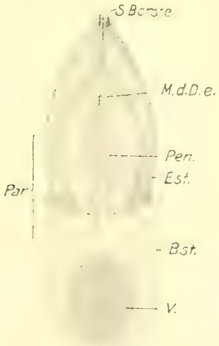
Dem Ductus ejaculatorius (Textfig. 24 *de*) geht eine drüsige Natur völlig ab; sonderbar ist seine Gliederung in zwei histologisch sehr verschiedene Teile. Von der Vereinigung der Drüsen aus läuft er analwärts bis ins letzte Abdominalsegment als ein durch hohe Epithelzellen ausgezeichnetes Organ (Taf. XI, Fig. 8 *de*, Textfig. 24 *I*); er zeigt eine Längsmuskulatur (*lm*), eine Ringmuskulatur (*rm*), die Basalmembran (*mp*) und eine starke chitinige Intima (*I*). Im letzten und vorletzten Abdominalsegment verschlingt er sich mehrmals schleifenförmig, kehrt um und verstreicht in mehrfachen Windungen nach dem Penis zu; in der Schleife verengt er sich auf ein Drittel seines Durchmessers (Textfig. 24 *II*), um ihn bei dem Austritt aus der Schleife wieder zu erlangen (Textfig. 24 *III*). Mit dieser Verengerung des Ductus ejaculatorius geht eine histologische Veränderung Hand in Hand: die Längsmuskulatur verschwindet, die Ringmuskulatur dagegen bildet sich recht kräftig aus.

In seinem ganzen weiteren Verlauf besteht der Ductus ejaculatorius aus einer dicken Schicht von Ringmuskeln (Textfig. 26 *rm*), das Epithel (*ep*) verschwindet fast, und das Lumen des Ganges wird auf ein Minimum eingeengt. Diese Muskulatur muß dem Tiere ein energisches Ausstoßen des Spermas ermöglichen. Kurz vor dem Eintritt in den Penis schwindet sie, und der Ductus ejaculatorius macht hier den Eindruck eines sehr zarten Schlauches.



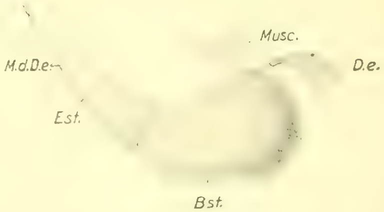
Textfig. 26.

Querschnitt durch den Ductus ejaculatorius.



Textfig. 27.

Copulationsapparat von unten gesehen.

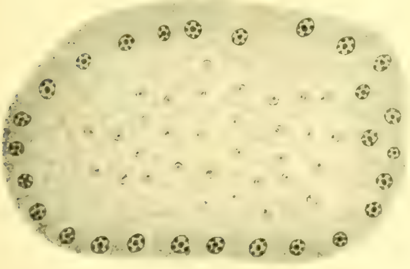


Textfig. 28.

Copulationsapparat von der Seite gesehen.

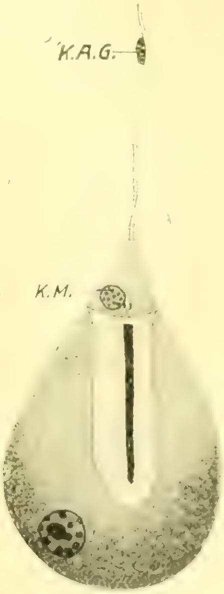
Den Copulationsapparat hat **Verhoeff** (1893) für eine große Anzahl von Käfern beschrieben, und von andern (**Escherich** 1894 b) sind seine Untersuchungen vervollständigt worden. Bei dem systematischen Wert, der ihm nach jenen zugeschrieben wird, mag hier die Beschreibung des Penis von *Claviger testaceus* folgen. Er gehört zu den komplizierteren, da bei ihm die Parameren (Textfig. 27 *Par*) in zwei Teile abgesetzt sind; das Basalstück ist verwachsen, doch zeigt sich dorsal und ventral je eine etwas eingesenkte Platte, die durch Einfaltung und starke Verdünnung des Chitins gegen das Basalstück nach demselben Prinzip beweglich gemacht ist, wie die einzelnen Körpersegmente gegeneinander. Textfig. 27 *V* zeigt die ventrale Platte. Die gelenkig mit dem Basalstück verbundenen Endstücke (Textfig. 27 und 28 *Est*) sind nur an der Spitze miteinander verwachsen. Ventral werden sie durch eine feine Chitinlamelle zusammengehalten, durch die der Penis mündet, der den Ductus ejaculatorius nicht umschließt. Das Basalstück ist erfüllt von Muskeln, die bestimmt sind, die beiden oben erwähnten Chitinplatten zu bewegen. An der Spitze der Endstücke steht jederseits eine Sinnesborste, die sich in der Innervation nicht von denen des übrigen Körpers unterscheidet. An dem etwas verbreiterten Basalstück sitzt beiderseitig ein Muskel an (Textfig. 28 *Musc*), der vermöge seiner Lage nur dazu bestimmt sein kann, den Penis zurückzuziehen, die Ausstülpung muß durch den Druck des Spermas erfolgen, da ein Muskel, der dieses Geschäft besorgen könnte, nicht vorhanden ist.

Im Copulationsorgan selbst fand ich keine der Drüsen, die sonst unter dem Chitin des ganzen Körpers in auffallender Menge verteilt sind, doch muß im Anschluß an das männliche Genitalsystem eines Drüsenbüschels Erwähnung getan werden, das sich zwischen Penis und Enddarm eindrängt. Es sind eine große Anzahl (etwa 75) einzelliger Drüsen, die sich zu einer Traube vereinigt haben und alle nach einer Stelle konvergieren (Taf. XI, Fig. 10, Textfig. 29). Wie bei den andern schon oben beschriebenen Drüsen ist auch hier das Protoplasma gegen den Rand zu dichter, und der Ausführungsgang ist in der Zelle selbst als Sammelkanal mit dem stark färbbaren Secret erfüllt. Von jenen unterscheiden sie sich aber wesentlich dadurch, daß sie einen Zellkern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Zelle (Taf. XI, Fig. 10 *KM* und Textfig. 30 *KM*) und einen Kern im Verlauf des Ausführganges (*K.A.G.*) zeigen. Bei Betrachtung der Myrmecophilendrüse I fanden wir ebenfalls einen Zellkern im Verlauf des Ausführganges (S. 333) und wiesen auf



Textfig. 29.

Querschnitt durch das Drüsenbüschel, dessen Ausführkanälchen in den Präputialsack münden.



Textfig. 30.

Eine einzelne Drüse aus dem Textfig. 29 abgebildeten Drüsenbüschel.

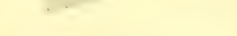
eine Angabe Dahls hin, der die gleiche Beobachtung bei *Saperda* machte. Dem sei noch hinzugefügt, daß C. Claus (1887) bei Untersuchung der Hautdrüsen eines Anisopoden *Apseudes Latreilli* Edw. in der zarten glashellen Plasmawand des Ausführganges stets einen kleinen Kern liegen sah, »welcher das ausführende Röhrchen als langgezogene durchbrochene Zelle erscheinen ließ«. Er bildet es auch in Fig. 37 ab, und man muß aus diesen Angaben schließen, daß diese Verhältnisse nichts Ungewöhnliches an sich haben. Anders scheint das mit dem Kern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Drüse zu sein, für die ich in der von mir gelesenen Literatur keine Parallele fand. Dierckx (1899) bringt Bilder von den Analdrüsen der Carabiden und Dytisciden, bei denen er Kerne zeichnet, die jenen bei *Claviger* in Taf. XI, Fig. 10 *KM* zu entsprechen scheinen. Im Text sagt er über ihre Bedeutung: »La cavité des acini chez l'*Omaseus* est limitée par un tapis de cellules petites, Fig. 3 *A*, *ép*, à noyau parfois contourné en fer à cheval et laissant entre elles des méats pour le passage des canalicules. Vu à plat sur les acini éclaircis à la potasse, ce tapis a l'aspect d'un réseau assez dense avec, aux nœuds, les pores de décharge des vésicules sécrétantes.« Hieraus erkennt man, daß die Verhältnisse bei diesen Tieren ganz andre sind, als bei *Claviger*. Bei *Omaseus* sowohl wie bei *Brachinus crepitans* handelt es sich um die epitheliale Auskleidung eines Hohlraumes — des gemeinsamen Sammelreservoirs der einzelnen Drüsen —, die kontinuierlich in die des großen Ausführkanals übergeht. Bei *Claviger* ist aber gar kein gemeinsamer Ausführungsgang vorhanden, die Drüsen münden jede für sich nach außen, es ist folglich auch kein allen Drüsen gemeinsames Sammelreservoir vorhanden, als dessen Epithel man die Zellen, zu denen die Kerne gehören, deuten könnte. Da der Sammelkanal dieselben durchsetzt, wie Textfig. 30 zeigt, so könnte man sie vielleicht für eine Stützzelle desselben halten.

Wie schon bemerkt, liegt diese von Drüsen gebildete Traube zwischen dem Darm und dem den Penis umschließenden Präputialsack, in den sich die Sammelkanälchen öffnen, die sich ebenso wie bei der Myrmecophilendrüse I eng aneinander geschmiegt haben und einen förmlichen Strang bilden. Es handelt sich hier um ein Drüsenbündel, das dem Männchen eigentümlich ist. Seine Funktion könnte eine zweifache sein: entweder scheidet es eine fettige Substanz aus, mit der der Penis geschmeidig gemacht wird, damit er leichter in die weiblichen Geschlechtsteile eingeführt werden kann, oder sie produzieren ähnlich wie die Duftvorrichtungen der männlichen Schmetterlinge ein geschlechtliches Reizmittel, das vor oder während der Begattung wirksam ist (FREILING 1909). Zur Anlockung des andern Geschlechtes können sie kaum dienen, da beide Geschlechter stets in enger Gemeinschaft beisammen leben.

b. Der weibliche Geschlechtsapparat.

Bedeutend besser als über den männlichen Geschlechtsapparat der Käfer sind wir über den weiblichen unterrichtet. Die große Literatur die sich über denselben angesammelt hat, kann man bei GROSS (1903) angegeben finden. Eine sehr auffallende Drüse, die ich am weiblichen Geschlechtsapparat bei *Claviger testaceus* fand, sowie der Umstand, daß derselbe noch nie einer Untersuchung unterworfen worden ist, mögen seine kurze Beschreibung an dieser Stelle berechtigt erscheinen lassen.

Das Ovar (Taf. XI^a, Fig. 11 *ov*) besteht beiderseits aus vier Eiröhren, die büschelig angeordnet sind. Jede dieser Eiröhren besteht aus mehreren Kammern, von denen sich gewöhnlich zwei äußerlich deutlich absetzen, einer endständigen Nährkammer, und dem als Aufhängeband dienenden Endfaden. Wir haben es also mit telotrophen Eiröhren, einer bei den Coleopteren ganz verbreiteten Form zu tun (GROSS 1903). Polytrophe Eiröhren, d. h. solche, bei denen ein Eifach mit einem Fach dotterbildender Zellen abwechselt, finden sich nach STEIN (1847) nur bei den Cicindeliden, Carabiden und Dytisciden. Die unterste Kammer einer jeden Eiröhre enthält im Juli ein fast völlig reifes Ei, während die darüberliegenden jüngere Entwicklungsstadien zeigen. Unter den Nährzellen fand ich solche, deren Kerne sich amitotisch teilten und eine charakteristische biskuitförmige Gestalt zeigten, sowie häufig Zellen mit zwei bis fünf Kernen, von denen ich einige abbilde (Textfig. 31). Angeregt durch die Untersuchungen von GROSS und KÖHLER (1907), durchmusterte ich eine große Anzahl von Präparaten daraufhin, ob sich nicht irgendwo eine Zellteilung als Folge dieser Kernteilung konstatieren lassen würde. Der Erfolg war ein völlig negativer, und ich glaube für *Claviger testaceus* ebenso wie KÖHLER für die Hemipteren konstatieren zu können, »daß die Amitose im Follikelepithel und in der Endkammer nichts mit einer Vermehrung zu tun hat, sondern daß wir es hier mit einer reinen Differenzierungserscheinung zu tun haben. Das Ziel dieser Differenzierung

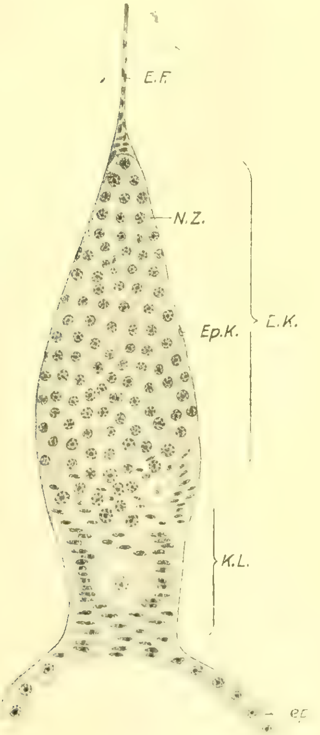


Textfig. 31.

Zellen aus der Endkammer mit mehreren Zellkernen und amitotischer Teilungsfigur.

liegt klar zutage. Es handelt sich um Vergrößerung der Kernoberfläche. Wir haben es mit Zellen zu tun, die befähigt werden sollen, intensiv zu arbeiten, sei es zu assimilieren, sei es zu secernieren. Bei allen diesen Prozessen ist nun der Kern das Centralorgan. Die Arbeitsfähigkeit des Kernes hängt aber von seiner Oberfläche ab, und diese kann so mehr vergrößert werden als durch einfaches Wachstum des Kernes.«

Gross (1903) meint, die Amitosen seien ein Zeichen dafür, daß die Zellen degenerieren. Das bestreitet Köhler, und den von ihm dagegen angeführten Gründen möchte ich noch beifügen, daß sich die Kerne dieser Zellen in nichts von denen solcher Zellen unterscheiden, die in vollster Lebensarbeit stehen. Die Kerne des Follikelepithels in der untersten Eikammer, das durch Secretion erschöpft ist, zeigen dagegen einen völligen Zerfall des Chromatins.



Textfig. 32.
Längsschnitt durch Endkammer und Keimlager.

Die Endkammer (Textfig. 32), die etwa halb so lang wie die ganze Eiröhre ist, zeigt in der Mitte eine kolbige Anschwellung. Sie besitzt einen schönen Endfaden (*EF*), der durch die Tunica propria deutlich von den Zellen in ihrem Innern geschieden ist. Zwischen den Kernen, die in ihm liegen, sind keine Zellgrenzen zu bemerken; sie gleichen völlig den Epithelkernen und sind am Grunde des Fadens quer gestellt, während sie sich im Endfaden selbst der Länge nach anordnen. Die Endkammer ist im oberen Ende von einer großen Zahl von Nährzellen (*NZ*) erfüllt, die ganz deutlich ausgebildete Zellgrenzen haben, die sich nach unten zu mehr und mehr verwischen, ohne aber zu verschwinden. Die Epithelkerne (*Ep.K*) kann man nur einzeln wandständig bemerken, zwischen den Nährzellen finden sie sich nicht.

Die Tunica propria geht unmittelbar von der Endkammer auf das Keimlager über (*KL*), das nicht sehr ausgedehnt ist und gewöhnlich nur zwei Eianlagen erkennen läßt. Die von GROSS beschriebenen Dotterstränge, die der Eianlage aus der Nährkammer die nötige Nährsubstanz zuführen, konnte ich nicht auffinden. Bei *Trichius fasciatus* konnte sie GROSS ebenfalls nicht nachweisen, und er hält es deswegen nicht für ausgeschlossen, daß die Nährsubstanz aus der Endkammer durchsickert.

Von den fertigen Eiern kann ich nur feststellen, daß sie ein sehr zartes Chorion besitzen. Die ganze Eiröhre ist von einer feinen Längsmuskulatur überzogen, die sich auf den Endfaden fortsetzt.

Unter dem untersten Ei ist die Eiröhre zusammengeschnürt und erscheint dadurch gestielt. Das Epithel dieses Teiles, das nie Zeichen von Degeneration aufweist, zeigt dieselben charakteristischen Kerne, wie das Epithel der jüngsten Eianlage. Diese Einschnürung wird durch ringförmige Muskeln bewirkt. Dadurch »wird eine Art Sphincter gebildet, der nur, wenn ein stärkerer Druck von oben stattfindet, das unterste Ei aus der Eiröhre in den Eierkelch gelangen läßt« (STEIN 1847, S. 43).

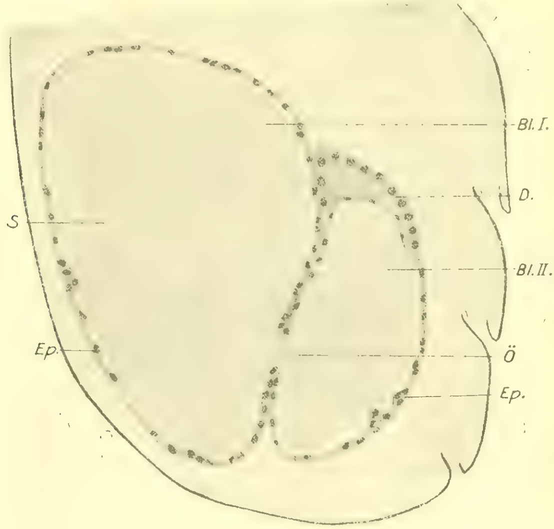
Das Epithel des Eierkelches besteht aus hohen cylindrischen Zellen, die im Eileiter annähernd kubisch werden. Man unterscheidet an diesen beiden Teilen des Geschlechtsapparates eine Ringmuskulatur, eine Längsmuskulatur, Membrana propria und Epithel. Es bietet sich hier ein Bild, das dem des Vas deferens sehr ähnlich ist: das Epithel secerniert sehr stark und ebenso streifig wie die Zellen des Vas deferens. Der Eiergang und der Eierkelch sind meist mit Spermatozoen angefüllt, die in diesem Secrete gleichsam schwimmen — sie kommen dem Ei entgegen, und jedenfalls findet seine Befruchtung im Eierkelch statt.

Die beiden Eiergänge vereinigen sich zu einem kurzen Eileiter, der sich histologisch nicht von jenen unterscheidet.

Von der Scheide und ihrer Ausbuchtung, der Bursa copulatrix, die sich in ihrer chitinigen Auskleidung völlig dem männlichen Begattungsorgan anpassen, ist hier nichts weiter zu sagen, da ihnen jegliche drüsige Funktion fehlt.

Auch dem Receptaculum seminis, das als Anhangsorgan zu erwähnen ist, kommen keine secernierenden Zellen zu; für gewöhnlich hat es eine kugelige Gestalt, ist aber bisweilen durch ungleiche Zusammenziehung seiner sehr kräftigen Muscularis in seiner Gestalt stark verändert.

Auf Schnitten durch ein ♀, ebenso wie bei der Präparation fällt vor allem ein geradezu monströses Gebilde auf, das dem ♂ völlig fehlt. Es besitzt nämlich im Abdomen beiderseits zwei Blasen (Taf. XI, Fig. 11 und Textfig. 33 *Bl.I* und *Bl.II*), von deren Größe die angeführten Abbildungen einen Begriff geben mögen. Sie sind angefüllt mit einer rotbraunen Flüssigkeit, die ein größeres specifisches Gewicht hat, als physiologische Kochsalzlösung. Die größere Blase öffnet sich in die kleinere (Textfig. 33 *Ö*), und diese wieder hat einen Ausführkanal (Taf. XI^a, Fig. 11 *AG*) nach der Cloake. Bei der Präparation findet man auf beiden Blasen eine Kappe, die sich deutlich abhebt und wie ein feines Netzwerk erscheint. Die Textfig. 33 zeigt einen Schnitt, der durch die Kappe der kleineren Blase (*Bl.II*) geführt ist, und man erkennt, daß



Textfig. 33.

Längsschnitt durch die beiden großen Blasen im Abdomen des ♀.

sie aus lauter einzelligen, kleinen Drüsen (*D*) besteht, die eng aneinander gedrängt sind. In jeder liegt der Zellkern am distalen Ende und ein centrales Bläschen (Taf. XI^a, Fig. 12 *Sk*), in dem sich das Secret sammelt, das von einem überaus feinen Ausführkanälchen (*AG*) ausgeführt wird und sich in den großen Hohlraum der Blase ergießt. Dieser wird von einem sehr flachen Epithel (*ep*) begrenzt und ist mit einer zarten Chitinmembran (Taf. XI^a, Fig. 12 *I*) ausgekleidet. Muskeln treten an dieses Gebilde nirgends heran. Bei *Pselaphus Heisei* finden sich im Abdomen des Weibchens ganz die gleichen Drüsen, die auch ganz ähnlich auf zwei Blasen verteilt sind, nur daß diese hier nicht kugelig gestaltet sind, sondern schlauchförmig; auch haben sie nicht so gewaltige Ausdehnung, wie bei *Claviger testaceus*. Wir müssen also darauf verzichten, dem

Gebilde bei *Claviger* eine Funktion zuzusprechen, die mit seiner Lebensweise zusammenhängen könnte. Da es trotz mannigfaltiger Versuchsanordnung nicht gelungen ist, den Käfer zur Eiablage im künstlichen Nest zu bringen, wir also nichts über das Ei selbst auszusagen vermögen, so können wir nur vermuten, daß die Drüsen eine Substanz produzieren, in die das Ei bei der Ablage eingebettet wird. Vielleicht werden auch mehrere zu einem Bündel vereinigt. Dadurch, daß das Chorion des Eies sehr zart ist, wie schon oben bemerkt wurde, also eines besonderen Schutzes bedürftig ist, gewinnt die Vermutung an Wahrscheinlichkeit.

Auch über die Funktion andrer Drüsen am weiblichen Geschlechtsapparat können wir keine bestimmte Angabe machen. Rund um die Vagina herum sitzt nämlich ein Kranz von Drüsen (Taf. XI^{a}, Fig. 11 *D*), die völlig den für das Männchen auf S. 365 beschriebenen gleichen, nur daß sie sich nicht zu einer Traube vereinigen. Bei *Pselaphus Heisei* konnte ich sie nicht nachweisen.

Biologisches.

Sehr interessant sind die Schlüsse, zu denen man gelangt, wenn man die über *Claviger* bekannten biologischen Tatsachen an der Hand der in den vorigen Kapiteln gewonnenen anatomischen Resultate durchgeht.

Wenden wir uns zuerst wieder zu den Drüsen. Der *Claviger* wird von seiner Wirtsameise im Bau geduldet; von ihr ebenso wie die Larven behandelt: gefüttert und im Falle der Gefahr gerettet; er wird aber auch von ihr beleckt. Diese letztere Tatsache veranlaßte Wasmann zu seiner Untersuchung; er vermutete, daß der *Claviger* ein Secret absondert, das der Ameise angenehm ist, fand die Drüsen, die wir (unter a. S. 332) betrachtet haben, und nahm sie sofort als das eigentliche Exsudatgewebe in Anspruch. Wie die vorliegenden Betrachtungen gezeigt haben, liegen die Verhältnisse aber nicht ganz so einfach: es finden sich bei *Claviger* zweierlei Drüsen, die den verwandten Formen gänzlich fehlen (vgl. a. S. 332 und b. S. 336), und außerdem ist bei *Claviger* das Hautdrüsensystem bedeutend stärker ausgebildet als bei jenen. Offenbar kommt ihm eine erhöhte Bedeutung zu, da sich die Hautdrüsen in der Gegend der Exsudattrichome und der Abdominalgrube besonders anhäufen (vgl. c. S. 337).

Nach Wasmanns Ansicht geben die von ihm aufgefundenen Drüsen ein flüchtiges Exsudat, dessen Verdunstung durch die Trichome der Flügeldecken und der Hinterleibsbasis, unter denen sie liegen, befördert wird. Diese Vermutung wird dadurch vollständig bestätigt, daß sich auch für das Secret der im Kopfe gelegenen Drüsen vom gleichen Typus (vgl. S. 335 und 345) ein Verdunstungsapparat in der Oberlippe findet, die mit vielen Kanälchen überzogen ist, in denen es sich ausbreiten kann. Unwillkürlich drängt sich uns die Frage auf: Was nützt der Ameise ein flüchtiges Exsudat? Was leckt sie denn an dem Käfer, wenn das Secret sofort verdunstet? und die andre Frage: Wird die Ameise den Käfer füttern, wenn sie auf seiner Oberlippe ein wohlschmeckendes Etwas findet? Wird sie dasselbe nicht nur genießen und sich dann entfernen, ohne dem Käfer einen Gegendienst geleistet zu haben?

Man wird vielmehr zu Annahmen wie der folgenden gedrängt: vorausgesetzt — wozu man durch das Vorhandensein der Verdunstungsvorrichtungen völlig berechtigt ist — daß die Drüsen wirklich ein flüchtiges Exsudat geben, so kann man vermuten, daß es dem Käfer einen bestimmten Geruch verleihen wird, und zwar denselben, der von den Ameisen und deren Larven ausgeht: den Geruch der Species. Ihm verdankt es der *Claviger*, daß er im Nest überhaupt geduldet wird. Hätte er ihn nicht, so würden ihn die Ameisen so sicher töten, wie jeden fremden Eindringling. Vor allem aber verschafft der Speciesgeruch dem Tiere die Möglichkeit, sich von den Ameisen füttern zu lassen. Durch trillernde Bewegungen mit den Fühlern fordert er eine ihm begegnende Ameise zur Fütterung auf, genau wie eine der Stammesgenossinnen die andre; diese nähert sich daraufhin dem Munde des Käfers: da ihr von dort aus der Geruch des auf der Oberlippe ausgebreiteten Secrets entgegenströmt, so wird die Täuschung der Ameise vollkommen sein. Sie reagiert, als wenn sie eine hungernde Geschlechtsgenossin oder eine ihrer Larven vor sich hätte und spendet bereitwilligst Futter. Ihr Auge kann sie nicht über den Irrtum aufklären, da sich diese Vorgänge immer im finsteren Nest vollziehen werden.

Mit diesen Ausführungen soll nun keineswegs geleugnet werden, daß der Käfer den Ameisen für diese unfreiwillige Fütterung einen Gegendienst erweist: die Tatsache, daß er beleckt wird, bleibt bestehen, und wir haben ja auch noch zweierlei Drüsen (b und c), für deren Funktion wir eine Erklärung brauchen. Das sind zunächst die unter b. S. 336 geschilderten, die besonders zahlreich unter den Exsudattrichomen sitzen, aber auch über den ganzen übrigen Körper verteilt sind. Die von Wasmann beobachteten »außerhalb zwischen den gelben Borsten tiefschwarz gefärbten Körnchen des fettigen Exsudats« werden das Produkt dieser Zellen sein, das von den Ameisen abgeleckt wird und ihnen anscheinend einen großen Genuß gewährt. Da eine Ameise einen Käfer, der kurz vorher von einer andern beleckt wurde, sofort wieder freiläßt, so kann man nicht annehmen, daß sie etwa, indem sie an den Trichomen zupft, einen Reiz ausübt, der die Secretquelle fließen läßt; sie muß warten, bis wieder Secret aus der Pore ausgetreten ist. Alle Beobachter sind darin einig, daß der Käfer am ganzen Körper beleckt wird; hiermit stimmt vortrefflich überein, daß die Drüsen b. über den ganzen Körper verteilt sind, während die von Wasmann beobachteten eben nur an den bekannten Stellen münden.

Der Umstand, daß sich diese Drüsen nicht unter der Abdominalgrube finden, sondern daß sich in dieselbe die als Hautdrüsen bezeichneten Drüsen (vgl. c. S. 337) besonders reichlich ergießen und daß auch diese von den Ameisen reichlich beleckt wird, bestimmt mich gemeinsam mit dem Umstand, daß die Drüsen bedeutend mächtiger entwickelt sind als bei *Bryaxis*, anzunehmen, daß sie ebenfalls ein den Ameisen angenehmes Secret liefern, unter Umwandlung ihrer ursprünglichen Funktion, der sie bei *Bryaxis* erhalten sind.

So findet die Beleckung des Käfers ihre Erklärung; es bleibt nur noch der Transport im Falle der Gefahr zu erklären. Stört man eine Ameisenkolonie, so wird man stets bemerken, daß die Tiere vorhandene Nahrungspartikelchen mit demselben Eifer zu retten versuchen wie die junge Brut. Offenbar steht *Claviger* wegen seines Secretes für ihr Interesse auf derselben Stufe wie solche Nahrungsteilchen, und seine Rettung ist vollständig parallel zu setzen der Bergung jener.

Nicht minder interessant sind die Resultate, die sich ergeben, wenn man die Beziehungen zwischen dem Bau der Mundwerkzeuge und des Darmtractus und der Art der Nahrungsaufnahme feststellt.

Nach Wasmann (1889) sind die Clavigeriden »sämtlich echte Gäste, die von den Ameisen gefüttert werden; sie nehmen unter den echten Gästen die höchste Stufe ein, indem sie ausschließlich auf diese Ernährungsweise angewiesen erscheinen«. Doch hat er diese Ansicht wieder aufgegeben, als er den *Claviger testaceus* auf einer weiblichen Larve sitzen sah, an der er fraß, indem er seinen Kopf tief in sie eingebohrt hatte. Der Gedanke, daß der Käfer die Larve selbst angefressen hat, ist um so näher liegend, als nach den übereinstimmenden Berichten der Beobachter sein Lieblingsaufenthalt auf den Larven der Ameisen ist, und daß er wiederum die großen Larven, aus denen sich die Geschlechtstiere entwickeln, den kleineren vorzieht. Die folgende Beobachtung widerspricht dem aber: während 8 Wochen hielt ich 15 *Claviger*, etwa 30 Arbeiterinnen und 15 Larven von *Lasius flavus* im künstlichen Nest ohne Erde, so daß mir die Beobachtung leicht wurde. Immer hockten die Käfer zwischen den Larven, die ich oftmals durch frische ersetzen mußte, da sie anfingen zusammenzuschrumpfen und endlich ganz vertrockneten. Nie beobachtete ich, daß eine derselben angefressen wurde. Verletzte ich aber eine absichtlich mit der Präpariernadel, so fanden sich die Käfer bald an der Wunde ein und zehrten an ihr, was stets den Tod der Larve zur Folge hatte. Daraus schließe ich, daß der *Claviger* die Larven nicht selbst anschneidet, sondern nur an solchen zehrt, die durch irgendwelchen Zufall bereits eine Verletzung erhalten haben. Warum hält er sich aber stets bei ihnen auf, und was bewirkt das Schrumpfen und den Tod derselben? Die Antwort auf diese Frage ist leicht gegeben: er stiehlt den Larven den Nahrungstropfen, der ihnen von den Ameisen geboten wird, und sie gehen infolge mangelhafter Ernährung zugrunde. So erklärt es sich auch, daß er die großen Larven der Geschlechtstiere besonders bevorzugt: diese werden nämlich reichlicher gefüttert als die Arbeiterlarven, und es hindert uns nichts, anzunehmen, daß sie auch etwas besseres bekommen als jene, was dem Geschmack des Käfers ebenfalls mehr behagt. In meinem kleinen Versuchsnest war diese Leidenschaft des *Claviger* der Brut sehr verderblich, doch ist anzunehmen, daß im Freien, wo die Zahl der Käfer nicht in so grellem Mißverhältnis zu der der Larven steht, ihre Gegenwart keineswegs zur Vernichtung der Brut führen wird — es gibt der Larven so viele, und der Käfer wird bald diese, bald jene bestehlen und den einmaligen Verlust wird sie ohne dauernde Schädigung überstehen können.

Eine treffliche Bestätigung findet diese Vermutung durch den Bau der Mundwerkzeuge des *Claviger*: an den Maxillen fielen uns die großen Haarpinsel an Lacinia und Galea auf, die im Verein mit den Pinseln, die zu beiden Seiten des Endolabiums sitzen, einen Apparat bilden, der vorzüglich zum Auftupfen solcher flüssiger Nahrung geeignet ist. Es ist dem Käfer leicht gemacht, seine Nahrung zu finden, und er braucht sie auch nicht erst auf ihre Güte zu prüfen. Was die Ameisen ihrer Brut bringen, ist sicherlich genießbar, daraufhin wird es von ihnen untersucht; dem Käfer sind darum die Tastorgane der Mundwerkzeuge entbehrlich, und wir verstehen es, daß sein Maxillartaster und der Tastapparat der Unterlippe rückgebildet sind.

Er ist aber nicht vollständig verschwunden, da *Claviger* immer noch selbständig Nahrung aufsucht und frißt, wie zuerst Bargagli und nach diesem Hetschko beobachtete, der *Claviger testaceus* isolierte und 82 Tage lang mit toten Fliegen fütterte, die von ihm stets gern angenommen wurden. Diese Beobachtung vermochte ich zu bestätigen; ich isolierte den Käfer, ließ ihn 48 Stunden fasten, und legte ihm dann eine Fliege vor, über die er sich alsbald hermachte, denn sein Hunger schien nicht gering zu sein. 1 ½ Stunde danach konservierte ich ihn und fand bei der Untersuchung seinen Darm in voller Tätigkeit, ein Beweis, daß er wirklich an der Fliege gefressen hatte. In der Folge beobachtete ich noch häufig die selbständige Nahrungsaufnahme und machte dabei die Wahrnehmung, daß sich der Käfer mit Vorliebe an solche Partikel heranmachte, die von den Wirtsameisen schon irgendwie angeschnitten oder von mir zerdrückt worden waren. Eine Fliege, die ich ihnen völlig unverletzt vorlegte, fand nicht ihren Beifall — sie konnten vermutlich das dicke Chitin derselben nicht durchbeißen.

Auch diese Beobachtung wurde durch den anatomischen Befund bestätigt. Die Mandibel, die hauptsächlich das Losreißen und Zerkleinern der Nahrung besorgt, ist, wie man sich erinnern wird, nicht mehr so kräftig, wie die der *Bryaxis haematica*, vor allem fehlen ihr die Zähne; sie ist nicht mehr fähig dickes Chitin zu durchdringen, von dem weichen Fleisch der Fliege wird sie aber mit Leichtigkeit noch Stücke abzutrennen vermögen.

Darüber, daß neben dieser selbständigen Nahrungsaufnahme eine Fütterung durch die Ameisen besteht, ist nach den übereinstimmenden Berichten der verschiedenen Forscher kein Zweifel möglich; darauf weist auch die schon mehrfach erwähnte Umbildung der Oberlippe hin. Mir selbst war es nur sehr selten vergönnt, die Fütterung zu bemerken und auch dann dauerte sie stets nur wenige Sekunden. So viel steht wenigstens fest, daß der Käfer keineswegs auf sie angewiesen ist.

Auch der Umstand, daß wir im Verlauf des Darmtractus keine bedeutenden Umbildungen vorfinden, der zuerst etwas überraschend erscheint, weist uns darauf hin, daß die selbständige Nahrungsaufnahme im Leben des Käfers noch eine große Rolle spielt. Wäre der Darm wesentlich umgebildet, befände er sich vielleicht auf einem dem larvalen ähnlichen Stadium, das nur vorpräparierte Speise genießen kann, so wäre er völlig unfähig, die selbständig aufgesuchte und aufgenommene Nahrung sich nutzbar zu machen.

Hauptergebnisse.

1) Die von Wasmann entdeckten Drüsen wurden eingehender untersucht; sie finden sich auch im Kopfe des Käfers, und münden auf der Oberlippe, die zu einem Verdunstungsorgan umgebildet ist. Sie geben ein flüchtiges Exsudat, das dem *Claviger* den Speciesgeruch seiner

Wirtsameise verleiht; ihm verdankt der Käfer die Duldung im Nest und die Fütterung.

2) Neben diesen Drüsen besitzt *Claviger* noch andre, die ebenso wie jene den nahe verwandten, nicht myrmecophilen Pselaphiden fehlen (Myrmecophilendrüse II).

3) Die Hautdrüsen sind bei *Claviger* bedeutend stärker entwickelt als bei den Pselaphiden (Myrmecophilendrüse III).

4) Die Myrmecophilendrüsen II und III geben das Secret, das von den Ameisen abgeleckt wird. Weil der Käfer den Ameisen ein Genußmittel bietet, wird er von ihnen im Falle der Gefahr gerettet.

5) Die Mundwerkzeuge sind umgebildet. Dem Käfer ist die Nahrungsaufnahme erleichtert: da er den Larven den flüssigen Nahrungstropfen wegstiehlt, sind ihm Pinsel verliehen, mit denen er diesen leichter auftupfen kann; er hat es nicht nötig, dickes Chitin zu durchschneiden, was sich in einer Vereinfachung der Mandibel ausspricht.

6) Neben der Fütterung durch die Ameisen spielt die selbständige Nahrungsaufnahme im Leben des *Claviger* noch eine so bedeutende Rolle, daß der Darm nicht umgebildet ist.

7) Die secernierenden Zellen des Mitteldarmes werden nach und nach abgestoßen und durch neue ersetzt. Zu gewissen Zeiten erfolgt neben dieser allmählichen Abstoßung eine solche sämtlicher secernierender Zellen, die vielleicht durch ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird.

8) Der ♂ und ♀ Geschlechtsapparat wurde untersucht und an demselben neue Drüsen, sowie interessante Drüsendetails konstatiert.

Leipzig, im Juli 1909.

Literatur.

1890. G. Adlerz, Om digestionssecretionen jemte några dermed sammanhängande fenomen hos insekter och myriopoder. Bih. Svenska Akad. Handl. XVI. Bd.

1885. H. Beauregard, Recherches sur les Insectes vésicants 1. Partie: Anatomie. Journ. Anat. Phys. Paris. 21. Année.

1890. — Les Insectes vésicants; Cap. V. Appareil de la génération. Paris.

1882. Bertkau, Über den Stinkapparat von Lacon murinus. Arch. f. Naturgeschichte. Bd. XLVIII.

1893. Bizzozero, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magen-Darmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. Mikr. Anat. XLII.

1891. H. Borgert, Die Hautdrüsen der Tracheaten; Inaugural-Diss. Jena.

1899. G. Brandes, Über Duftapparate bei Käfern. Zeitschr. f. Naturw. Stuttgart.

1832. Burmeister,, Handbuch der Entomologie I. Berlin.

1887. C. Claus, Über Apseudes Latreilli Edw. und die Tanaiden II. Wien.

1885. Fr. Dahl, Die Fußdrüsen der Insekten. Arch. f. Mikr. Anat. XXV.

1902. P. Deegener, Anmerkung zum Bau der Regenerationscrypten des Mitteldarmes von Hydrophilus. Zool. Anz. XXV.

1904. — Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb. XX.

1899. Fr. Dierckx S. J., Etude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides. La Cellule XVI.

1825., L. Dufour, Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. Ann. d. sc. nat. T. V.

1894a. K. Escherich, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Diese Zeitschr. LVII.

1894b. — Beiträge zur Naturgeschichte der Meloidengattung Lytta Fab. Verhdl. der K. K. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien.

1899. — Zur Anatomie u. Biologie v. Paussus turcicus. Zool. Jahrb. XII. System.

1887. Faussek, Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Diese Zeitschr. XLV.

1890. H. J. Fernald, Rectal glands in Coleoptera. Amer. Nat. XXIV.

1909. H. H. Freiling, Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von Danais und Euploea. Diese Zeitschr. XCII.

1886. J. Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. XXVI.

1895. Ganglbaur, Die Käfer Mitteleuropas. II.

1890. A. van Gehuchten, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. 1. Partie. Étude du revêtement l'épithélial et recherches sur la sécrétion. La Cellule T. VI.

1889. G. Gilson, Les glandes oborifères du Blaps mortisaga. La Cellule T. V.

1903. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie und Ontog. XVIII.

1896. A. Hetschko, Zur Biologie des Claviger testaceus Preyssl. Berlin. Ent. Nachr. XLI.

1876. L. von Heyden, Die Käfer von Nassau und Frankfurt. Jahrbücher d. Nass. Vereins f. Naturkunde. XXIX u. XXX.

1909. v. Heyden, Lebensweise von Claviger Montandoni Raffray u. Ceutorrhynchus Korbi Schultze in Rumänien. Entom. Blätter. V.

1899. R. Heymons, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Eine kritische Zusammenstellung der wesentlichsten Forschungsergebnisse auf anatomischem und embryologischem Gebiete. Zool. Centralbl. VI.

1902. K. G. Illig, Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica. XV. Heft 38.

1907. Ch. Janet, Anatomie du Corselet et Hisotlyse des Muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (Lasius niger). Limoges.

1895. Max H. E. Kluge, Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica- Inaug.-Diss. Leipzig.

1907. Anton Köhler, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Diese Zeitschr. LXXXVII.

1893. H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.

1887. E. Korschelt, Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Ak. d. Naturf. LI.

1900. G. A. Koschevnikov, Über den Fettkörper und die Önocyten der Honigbiene (Apis mellifera L.). Vorl. Mitt. Zool. Anz. XXIII.

1891. — Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene. Zool. Anz.

1868. Ch. Lespès, Note sur les mœurs de divers Claviger, Ann. Soc. Ent. Fr.

1855. F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat. Physiol.

1857. — Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M.

1859. — Zur Anatomie der Insekten. Arch. f. Anat. und Physiol. v. Reichert und Du Bois-Reymond.

1867. — Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta. Leop. Carol. T. XXXIII.

1886. — Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. IX.

1902. M. Gräfin v. Linden, Hautsinnesorgane auf der Puppenhülle von Schmetterlingen. Verhdl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft.

1887. J. List, Orthezia cataphracta Shaw. Eine Monographie. Diese Zeitschr. XLV.

1889. Edw. A. Minchin, Note on an new organ and on the structure of the hypodermis in Periplaneta orientalis. Quarterly Journal of micr. Science. II. Series XXIX.

1890. Mingazzini, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofage. Mitt. d. zool. Station z. Neapel IX.

1897. A. Möbusz, Über den Darmkanal der Anthrenus-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Berlin.

1818. J. P. W. Müller, Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung Claviger. Germars Mag. d. Entomologie. III. Bd.

1884. J. A. Palmén, Über paarige Ausführgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Eine morphologische Untersuchung. Helsingfors.

1900. Alex. Petrunkewitsch, Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. XIII.

1790. Preyssler, Verzeichnis böhmischer Insekten. Prag.

1888. O. vom Rath, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. XLVI.

1894. — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau-Chromsilbermethode. Ber. Naturf. Gesellsch. Freiburg IX.

1896. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Diese Zeitschr. LXI.

1858. Redtenbacher, Fauna austriaca II. Aufl. Wien.

1896. C. Rengel, Über die Veränderung des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metarmorphose. Diese Zeitschr. LXII.

1898. C. Rengel, Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Diese Zeitschr. LXIII.

1883. Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und der Speicheldrüsen der Bienen. Diese Zeitschr. XXXVIII.

1908. H. Schmitz S. J., Claviger longicornis Müll., sein Verhältnis zu Lasius umbratus und seine internationalen Beziehungen zu andern Ameisenarten. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie.

1890. Ant. Schneider, Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. (Schneiders) Zool. Beiträge. II. Bd.

1902. K. C. Schneider, Lehrb. der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1902. W. Sedlaczek, Über den Darmkanal der Scolytiden. Zentralbl. f. das gesamte Forstwesen. Wien.

1847. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten in Monographien bearbeitet. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin.

1828. F. W. L. Suckow, Geschlechtsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. II.

1886. Vangel, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers Hydrophilus piceus L. Természetrajzi Füzetek. Vol. X.

1893. C. Verhoeff, Vergleichende Untersuchung über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleopteren. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. Deutsche Ent. Zeitschr.

1887. E. Wasmann, Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. Deutsche Ent. Zeitschrift.

1889. — Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Centralbl. IX.

1891. — Eine neue Clavigeride aus Madagaskar. Stettin. Entom. Zeitschr. LII.

1893a. — Tabelle der Clavigeridengattungen. Deutsche Entom. Zeitschr.

1893 . — Neue Myrmecophilen. (Staphylinidae, Clavigeridae). Ebenda.

1894. — Kritisches Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin.

1903. — Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen und Termitengästen. Biol. Centralbl.

1882. H. Ritter von Wielowiejski, Studien über die Lampyriden. Diese Zeitschr.

1886. — Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anzeiger.

1887. — Über das Blutgewebe der Insekten. Diese Zeitschr. XLV.

1889. — Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz. XII.

1906. — Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arb. aus d. Zool. Inst. Wien und Triest XVI.

1903. Packard, A text-book of Entomology, New-York.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung (siehe auch die Erklärungen im Text).

A G, Ausführgang;
Bl.I, Secretsammelblase I;
Bl.II, Secretsammelblase II;
Bst., Basalstück;
Ch.B., Chitinborsten;
Co, Colon;
cr, Cribellum;
cu, Cuticula;
D, einzellige Drüse;
D', einzellige Drüse an der Grenze von Colon und Cloake;
DII, Myrmekophilendrüse II;
DIII, Myrmekophilendrüse III;
de, Ductus ejaculatorius;
Dk, Drüsenkern;
E, Ectadenie;
EF, Endfaden;
EK, Endkammer;
Endl., Zunge;
ep, Epithel;
Eph, Epipharynx;
Ep.K., Epithelkern;
Est, Endstück;
ga, Galea;
HB., Basis einer Borste;
I, Intima;
im, innere Muskulatur (Darm);
K, Kern der Mitteldarmzellen;
K', Kern der Mitteldarmzellen degeneriert;
K.A.G., Kern des Ausführganges;
K.M., Kern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Drüse;
Kr, Cribellum;
labi, Labium;
labr, Labrum;
lac, Lacinia;
lm, Längsmuskulatur;
M, Mesadenie;
m, Austrittsstelle eines Sammelkanälchens;
max., Maxille;
md, Mandibel;
Mes, Mesenteron;
M.G., Malpighische Gefäße;
Mit, Mitotische Figur;
m.p., Membrana propria;
Musc., Muscularis;
Nv, Nerv;
N.Z., Nährzellen;
Oe, Öffnung der beiden großen Blasen beim ♀ gegen einander;
Oes, Oesophagus;
P', degeneriertes Protoplasma;
palp, Maxillartaster;
Par, Parameren;
plpgr, Palpiger;
Prov., Proventriculus;
Re, Rectum;
RH., Regenerationsherd;
rm, Ringmuskel;
R.S., im Darm zurückgebliebenes Secret;
S, Secret;
S.D., Schmierdrüse;
Sk, Sammelkanal;
Sp, Spermatozoen;
S.S., Stäbchensaum;
St.F., Stäbchensaum im Secrettropfen;
stip, Stipes;
S.Z., Sinneszapfen;
T, Hoden;
Tr, Tropfen des Darmsecretes;
Tri, Exsudattrichom;
vd, Vas deferens;
vs, Vesicula seminalis;
W.*D.*, Myrmekophilendrüse I (Wasmannsche Drüse);
Z.D., Zungendrüse.

Tafel XI.

Fig. 1. Seitlicher Längsschnitt durch Kopf u. Mundwerkzeuge; etwa 100 : 1.

Fig. 2. Das große Rückensegment: links die Exsudattrichome, rechts die Lage der Wasmannschen Drüsen; in und um die Abdominalgrube herumliegend die Mündungen der Myrmekophilendrüse III, an einzelnen Borsten die der Myrmekophilendrüse II; etwa 50 : 1.

Fig. 3. Myrmekophilendrüse II; etwa 500 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch das äußerste Fühlerglied mit den Myrmekophilendrüsen II und III; etwa 100 : 1.

Fig. 5. Myrmekophilendrüse III; etwa 500 : 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch die große Ectadenie; etwa 500 : 1.

Fig. 7. Detail aus der großen Ectadenie; etwa 800 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Vas deferens; etwa 230 : 1.

Fig. 9. Detail aus dem Vas deferens; etwa 800 : 1.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Drüsen, die in den Präputialsack münden; etwa 500 : 1.

Tafel XI^{a}.

Fig. 11. ♀ Geschlechtsapparat präpariert.

Fig. 12. Drüsendetail von der großen Blase am ♀ Geschlechtsapparat; etwa 800 : 1.

Fig. 13—17. Reihenfolge, in der der Aufbau der abgestoßenen Mitteldarmzellen erfolgt; etwa 500 : 1.

Some Phenomena of Regeneration in Limnodrilus and Related Forms[1].

By

F. H. Krecker.

With 2 figures in text and Plate XII—XIV.

Contents.

Page
Introduction 383
I. External Phenomena. 385
  Materials and Methods 385
  Anterior Regeneration 386
  Movement of the Anterior End 388
  Minimal Size 390
  Posterior Regeneration 392
  The Intestine and Regeneration 397
  A. Posterior End 397
  B. Anterior End 405
II. Internal Phenomena 407
  A. Posterior End 407
  The Closure of the Wound and the Strand 407
  The Intestine 410
  The Proctodaeum 414
  The Ectoderm and the Neoblasts and Formation of the Mesoderm . . 417
  B. Anterior End. 437
  The Neoblasts 437
  Other Structures including the Mesoderm 438
  Summary 444
  Literature List 446
  Explanation of Plates 448

Introduction.

In recent years a great amount of work has been done on the regeneration of the Tubificidae and other microdrilous oligochaetes, dealing especially with the histogenesis and the more general differences in regional regeneration. However, since many problems had still remained untouched I undertook some investigations on *Limnodrilus claparadianus*, a form which had not yet been studied. Although the experiments were begun with *Limnodrilus*, nevertheless, as the work advanced it was thought best to extend certain phases of it to other forms and so the following pages deal with results obtained from *Limnodrilus, Tubifex, Lumbriculus* and *Lumbricus*. For *Limnodrilus* there were determined the limits of both anterior and posterior regeneration and the minimal size of a piece, at different levels, capable of regeneration, in addition to which the rate of posterior regeneration during consecutive periods of equal length was considered. This rate was also studied in *Lumbriculus* in which form the minimal size for extreme posterior levels was likewise found. One of the most interesting phenomena observed was a correlation that was found to exist between the intestine and the body wall. It was discovered that posterior regeneration of the body does not occur when the intestine is not in contact with the body wall at the posterior end of the body. These experiments were carried out on *Limnodrilus* and *Tubifex* with similar results in each case. *Lumbricus* was used for like experiments at the anterior end but in this case a slight amount of regeneration took place. The histological changes which occured in *Limnodrilus* and *Tubifex* upon the removal of the intestine proved of interest and especially with regard to the so-called neoblasts of RANDOLPH. The neoblasts and the origin of the mesoderm at both the anterior and the posterior ends were also studied in the normal regeneration of *Limnodrilus* and *Tubifex* besides which some observations with regard to the mesoderm were made on *Lumbricus*.

---

[1] A thesis presented to the faculty of Princeton University in partial fulfillment of the requirement for the degree of Doctor of Philosophy.

For the sake of convenience the paper has been divided into two parts, dealing respectively with the internal phenomena and the exterenal phenomena. Under the external phenomena are described thos- experiments and observations for which the compound microscope was not needed while under the internal phenomena are described the histological results obtained.

The work was begun at the suggestion of Prof. C. M. CHILD of the University of Chicago and many of the experiments described under external phenomena were carried on under his direction. The remainder of the work was done under the direction of Prof. E. G. CONKLIN of Princeton University. I am very greatly indebted to Prof. CONKLIN for serviceable suggestions and numerous kind favors and I also greatly appreciate the constant kindness and helpful advice of Prof. CHILD. Furthermore I wish to thank Prof. ULRIC DAHLGREN for his generosity in supplying many of the materials necessary for carrying on these experiments.

I. External Phenomena.

Materials and Methods.

With the exception of *Limnodrilus* the species used have so frequently been the subject of regeneration experiments that a description of them would be superfluous. However, *Limnodrilus* is little known and therefore it will be best to describe it briefly. It is one of the Tubificidae and according to the classification given by BEDDARD the species used is *Limnodrilus claparadianus*. Like its better known relative, *Tubifex*, it lives in the mud at the bottom of still and frequently more or less stagnant waters, although it may be also found beneath stones in somewhat rapid streams. *Limnodrilus* can be distinguished from *Tubifex* immediately by the fact that all of its setae are uncinate whereas *Tubifex* has both uncinate and capilliform setae and it differs from *Tubifex* further in being more slender, of a more uniformly red color and in being slower in its movements. The average length of five hundred individuals was 122 segments or 5,2 centimeters, the longest measuring 350 segments or 24 centimeters.

In Princeton, *Tubifex* and *Limnodrilus* were found together, but in Chicago, *Limnodrilus* was rarely found in the company of *Tubifex*. Both could be obtained the year round, even when the pools were covered with thick ice. *Tubifex* and *Limnodrilus* were kept without difficulty in the laboratory in glass jars filled with mud and water. *Lumbriculus* lived very well among dead leaves in water. Fresh worms were generally obtained once in three weeks. About 1800 individuals were used.

Before operating upon the worms they were always completely anaesthetized by means of an approximately three-eighths of 1 per cent. solution of chlorotone for *Limnodrilus*, *Tubifex* and *Lumbriculus* but practically a 1 per cent solution for *Lumbricus*. Several investigators have had difficulty in obtaining a satisfactory anaesthetic but in the present instance chlorotone has done very well. If kept in a strong solution too long the worms became macerated, however on different occasions both a *Tubifex* and a *Limnodrilus* accidentally fell into some one-third of 1 per cent. chlorotone. Two or three days later they were removed absolutely motionless but after being placed in water they revived and showed no ill effects.

After being operated upon the worms were placed in slender dishes covered with muslin and kept in running tap water. In Princeton they could not live in the tap water so it was necessary to keep them in water from the pool. In order to keep down the temperature the jars were placed in running water. In spite of these precautions the mortality was rather high. Putting mud in the dishes made no difference but aerating the water by forcing in air through a glass tube was of considerable assistance. *Lumbricus* lived well in damp filter paper.

For killing and fixing GILSON's mercuro-nitric fluid was used entirely and gave excellent results. To prevent undue coiling of the worms they were first anaesthetized. Sections were cut 7 micra thick and were stained in DELAFIELD's hematoxylin and eosin.

Anterior Regeneration.

Since nothing has been published heretofore regarding the regenerative power of *Limnodrilus* it was first of all necessary to determine the posterior limit at which a head would regenerate and the number of segments that would be replaced. For this purpose several experiments were performed.

1st Series — July 22nd 08. The first nine somites were removed from 40 individuals and likewise the first eight from 20. On Aug. 20th 08 of the former 36 were alive but no regeneration had occured; the anterior end was round and a little redifferentiation had taken place. All of those from which eight somites had been removed were alive and in the same condition as the others.

2nd Series — May 22nd 08. The first seven somites were cut from 30 individuals and from 20 the first five were cut off. By June 17th 08 of the first set 4 had one-half segment[1] of new tissue in which were a mouth and cerebral ganglia; 2 had the same amount of new tissue but no mouth opening and the rest had a round anterior end. By June 4th, 12 of the second set had a mouth, etc. and one-half segment of new tissue; 3 had a round anterior end and the remainder died. Although the survivors were kept some weeks longer none of the worms in this series regenerated more tissue.

3rd Series — May 29th 08. From 20 worms the first six somites

---

[1] The 10th segment is taken as the standard of length, in measuring the amount of tissue regenerated. The term segment will be used in designating the amount of tissue regenerated and the term somite will be used to designate the metameric divisions of the body.

were removed and the first four were cut from 20 others. On June 22nd, 4 of the first set had regenerated a small amount of new tissue, a mouth etc. and by July 17th, 4 others had done the same. The remainder did not regenerate. Of the second set 14 had regenerated a mouth etc. and one segment of new tissue by June 12th. The rest died. None of this series regenerated more tissue although kept several weeks longer.

4th Series — April 6th 08. Three sets of ten individuals were taken, three anterior somites being removed from the first set, two from the second and one from the last. Of the first set eight regenerated a mouth etc. and one to one and a half segments of new tissue by April 20th; two died. Six of the second set regenerated one new segment by April 13th and the rest were lost. All of the last set regenerated the missing portion by April 13th. As before none of this series regenerated more tissue even after several weeks.

The tabulated results follow. In this table only those individuals in which an oral opening had been formed will be put in the column of regenerated individuals.

Results for Anterior Regeneration.

Series	Date	Number individuals	Somites removed	Segments regenerated	Individuals with regen.	No regeneration	Died or lost
1	7/22—8/20	40	9	0	0	36	4
1	7/22—8/20	20	8	0	0	20	
2	5/22—6/17	30	7	1/2	4	20	6
2	5/22—6/4	20	5	1/2	12	3	5
3	5/29—6/22	20	6	1/2	8		12
3	5/29—6/12	20	4	1	14		6
4	4/6—4/20	10	3	1—1 1/2	8		2
4	4/6—4/13	10	2	1	6		4
4	4/6—4/13	10	1	1	10		

From this table it can be seen that a head is not formed when more than seven somites have been removed and that even then, in the vast majority of cases, a head does not regenerate. Likewise when five and six somites are removed only about one half of the individuals regenerate. An interesting point brought out is the small amount of new tissue regenerated. None of the worms replaced more than one and a half segments, which was the case when the first three somites had been removed, and the entire amount removed was regenerated only when the first somite alone had been cut off. After 4, 5 and 6 somites had been removed but one half segment was replaced. Beyond a certain level it is usual, of course, for fewer somites to be replaced than have been removed but generally several somites at least are formed, 3 in *Tubifex,* 6—7 *Lumbriculus* and 5 in *Lumbricus.*

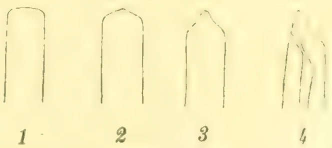
Movement of the Anterior End.

In the process of procuring worms from the pools some occasionally had their heads cut off and it was noticed that several of them lay on top of the mud in the jars without again burrowing into it. Upon examination they were found to have lost the anterior end posterior to the 8th somite i. e. posterior to the point where head formation is possible. LILLIE (01) in some experiments upon *Dendrocoelum* found that pieces capable of forming a new head behave more like a normal individual than do those not capable of producing a head and CHILD likewise noted the same difference to exist in *Leptoplana, Cestoplana* and some other Turbellaria. CHILD (06) thinks such differences in reaction are, to a great extent, due to the physiological character of the part of the nervous system present in this region. In order to discover what difference, if any, exists in the burrowing tendency or capability of headless pieces within and without the head producing zone some individuals were beheaded in the former region and others in the latter.

December 12th 08. From ten worms the first two somites were removed and from ten others the somites 1—10 or 1—11 were removed. The animals were then gently placed on the top of soft mud in a dish of water. Two days later nine of the first set had entered the mud and were not visible. The tenth was dead. Nine of the second set were on top of the mud and one was not visible. Those on top moved about very little and did not attempt to bore into the mud. Eight days after the operation eight of the second set were still on top of the mud and one had partly entered it. Except for the usual waving of the posterior end they were comparatively quiet, but the waving affected the greater part of the body.

Dec. 18th 08. The first 7 (A), 6 (B), 5 (C), 4 (D) and 3 (E) somites respectively were removed, in each case from ten individuals. As before they were all gently placed upon soft mud, each lot in a separate dish of water. Ten days later five of A had disappeared and five had made mud tubes on top of the mud. The latter individuals were not very active. All of B, C, and E had disappeared. Seven of D had also gone while three had made mud tubes on top of the mud. Ten days after the operation three of A were still on top and all the rest, B to E, had gone.

Level A represents the 8th somite from the anterior end and this is on the border line between those regions which produce a head and those which do not produce one, therefore if lack of proper nervous reaction prevents the worms from burrowing it might be assumed that the three from this level which did not burrow had not sufficient nervous reaction of the proper kind. It is true that both in these experiments as well as in the course of numerous experiments conducted for other purposes worms (*Limnodrilus* and *Tubifex*) deprived of anterior somites posterior to the head forming level did not move about as much nor as normally as did those not deprived of so many somites. The latter individuals crawled about with comparative activity and usually not in an aimless manner, this reaction being more normal the fewer the anterior somites that had been removed. However it is possible that other factors in addition to proper nervous correlation may render the worms incapable of burrowing. For instance, when somites are removed the anterior cut surface of the remaining portion contracts, so that the body wall bends toward the median line and closes the wound with the result that the anterior surface is almost if not quite flat. Posterior to the 8th somite so long as the worm is quiet the anterior end usually remains flat or else somewhat rounded and when the worm moves in an anterior direction the anterior end does not become sharply pointed but at most slightly rounded. At the 8th somite the same is frequently true until new tissue is formed. Anterior to the 8th somite when the worm moves forward its anterior end is considerably pointed soon after an operation and the more rapid growth of new tissue here also aids in making this end pointed.



Textfigure 1.

1 represents an anterior surface posterior to the 8th somite when a worm is at rest and *2* represents the same individual when it moves forward; *3* shows an anterior surface in front of the 8th somite when the worm is in motion and before the prostomium is formed; *4* illustrates the normal condition.

The accompanying text figures diagrammatically illustrate conditions at the anterior end.

Although lack of movements proper to the head end may in part prevent the worm from burrowing, it seems probably that it is also in part due to the important fact that the bluntness of the anterior end prevents the worm from cleaving its way into the mud.

Minimal Size.

Although the minimal size of a piece capable of regenerating a complete worm has been determined for several annelids still the minimal size has not been established for all of the levels within the region capable of head formation. The following experiments deal with levels from the first to the eighth somites and with pieces consisting of from 3 to 7 somites.

1st Series — Dec. 11th 08. Pieces three somites long were cut at the levels of each of the first eight somites as follows: 1—3, 2—4, 3—5, 6—8, 7—9, 8—10. Twenty worms were used for each level. By Jan. 2nd 09 all had died without regenerating except one worm each in the levels 5—7 and 6—8. The former had regenerated a head[1] and posteriorly two setigerous somites. The piece from the latter level had formed an anal opening but had no head.

2nd Series — Nov. 10th 08. Pieces four somites long were cut thus; 1—4, 2—5, 3—6, 4—7, 5—8, 6—9, 7—10, 8—11. Twenty individuals were used for each level. All pieces in front of somites 4—7 died within a week. By Nov. 24th six of the 5—8 pieces had regenerated one-fourth segment of tissue posteriorly in which setae were present; one of the 6—9 pieces had formed new tissue at the posterior end one segment long in which were indicated five new somites; one of the 7—10 pieces had new tissue three segments long in which were indicated seven new somites and three others had one-half segment of new tissue. Another had one segment of new tissue posteriorly but no head. Both 5—7 and 6—9 had one-fourth segment of new tissue at the anterior end and 7—10 had one-fourth segment. A week later one of the 4—7 pieces had one-half segment of new tissue posteriorly in which one new somite was indicated and another had one fourth segment of new tissue; anteriorly there was one-half segment of tissue. 8—11 died in two weeks without regenerating.

3rd Series — Dec. 1st 08. Ten pieces five somites long were used here, from each level thus; 1—5, 2—6, 3—7, 4—8, 5—9, 6—10, 7—11, 8—12. A week later all of 1—5 and 4—8 had died. Three of the 3—7 pieces had one-half segment of new tissue both anteriorly and posteriorly. A mouth had been formed and at the posterior end there

---

[1] Head as used here includes only the prostomium and the peristomium.

was a setigerous somite. By Dec. 15th two of the 5—9 pieces had one segment of new tissue posteriorly in which 6 somites were indicated and at the anterior end they had one-half segment of new tissue. Two others had some posterior regeneration but none at the anterior end. Four of the 6—10 pieces had one to one and a half segments ot new tissue posteriorly in which 6 somites were indicated. At the anterior end they had one-half segment of new tissue.

4th Series — Oct. 24th 08. Twenty worms were used. The pieces were 6 somites long; thus 1—6, 2—7, 3—8, 4—9, 5—10, 6—11, 7—12, 8—13. 1—6 died in a few days. At the end of the first week seven of the pieces 4—9 had a head and posteriorly from three to four segments of new tissue in which 9 to 10 somites were indicated. In two weeks twelve of the pieces from the level 2—7 had a slight indication of regeneration posteriorly but it did not increase. Three of the pieces 6—11 had a head and one-half to one and one-half segments of new tissue at the posterior end, in which several somites were indicated. All of the level 5—10 regenerated one-half segment at the anterior end and had formed an oral opening while at the posterior end they had regenerated from one to three segments with 10 new somites. In three weeks six of the pieces 7—12 had a head and at the posterior end two segments of new tissue with several new somites. Two of the level 8—13 had a head and posteriorly one segment of new tissue.

5th Series — Dec. 20th 08. Twenty pieces were cut at each of the following levels: 1—7, 2—8, 3—9, 1—8, 1—9. One piece from the level 1—7 and two from the level 1—8 regenerated the anal segment. Four pieces from the level 2—8 formed a head and at the posterior end a short piece of new tissue and six pieces from the level 3—9 did the same.

From the above records we see that the area from which headless pieces capable of forming a complete worm can be taken is rather limited and that even in this region the minimal size varies for different levels. Unless they consist of at least seven somites head pieces will not regenerate at the posterior end. However this is not entirely comparable to pieces from other regions since in this case a head is present. At the level of the second somite seven somites were also required but here the posterior limit is the eighth somite. For the 3rd level there is a decrease of two somites in the number required, it being five i. e. 3—7, although the six somites 3—8 regenerate more frequently. At the fourth level the minimal size is four somites i. e. 4—7, however here also regeneration is not frequent. The minimal size for the fifth level is three somites i. e. 5—7 and it is a shorter piece than that required at any other level, therefore it is the shortest piece of this worm capable of regeneration. Thus far the posterior limit of the pieces has been at about the 7th somite in all of the pieces, the difference between different pieces being due to a varying number of anterior somites removed. Posterior to the 5th somite the number of somites required increases. In the pieces anterior to and including 5—7 posterior regeneration has not been rapid and anterior regeneration has occured sometimes in the absence of any at the posterior end but posterior to the piece 5—7 conditions are reversed: posterior regeneration is more rapid and may occur in the absence of anterior regeneration. For the level of the 6th somite the minimal size is four somites, 6—9. At the next level it is also four somites, 7—10, and for the 8th and last level six somites are required.

Posterior Regeneration.

Experiments in posterior regeneration were conducted with both *Lumbriculus* and *Limnodrilus* but since C. Müller, in a recent paper (08), has covered much the same ground I shall not touch upon these experiments here except insofar as the results differ from those obtained by Müller. Upon removing 15 to 60 of the posterior somites in *Lumbriculus* and *Tubifex* he found that in the space of 14 days all the worms had replaced practically the same number of somites viz. 25, the variation, according to his tables, generally being but 1 to 3 somites. Furthermore 25 additional somites were regenerated by the same individuals in each of three succeeding periods of 14 days. As the result of these experiments Müller maintains that »Die Zahl der neu gebildeten Segmente steht in gleichem Verhältnis zu Dauer der Regeneration. In gleichen Zeiten werden gleich viel Segmente gebildet«.

As the following records will show, the results obtained by me were not so uniform either in the number of segments regenerated during the first period or in maintaining this number during a succeeding period. It should be noted that before counting the regenerated somites the worms were always anaesthetized to insure accuracy.

On June 30th, 1908, ten worms (*Lumbriculus*) were each cut into ten pieces of 20 somites each (e. g. 1—20, 21—40, etc.). All of the pieces were kept separately but under exactly the same conditions. At the end of two weeks the number of somites regenerated by each piece was counted. The first level, of course, retained the original head but all others had to regenerate at both the anterior and the posterior ends, except that the last piece, of course, needed to regenerate only at the anterior end. Only three individuals at the first level differed by but one somite in the number formed while the others varied by from 2 to 38 somites. At the second level (somites 21—40) two pieces had 66 new somites and two others had 70 while the others differed by from 2 to 52 somites. Two of those at the third level had regenerated an identical number of new somites, two others differed from each other by one somite only and the rest, varied by from 3 to 42 somites. At the fourth level two had the same number of new somites, two had 59 and 60 respectively and two more had 52 and 53 respectively, the others differing by from 3 to 25 somites. The number of new somites in two pieces from the 5th level was the same and the rest differed by from 5 to 52 somites. Two from the 6th level likewise had the same number of new somites, the rest differing by from 3 to 65 somites. At the seventh level 3 somites was the least amount of variation and 44 the greatest. Two pieces from the eighth level differed by one somite and the others by 3, the greatest amount of variation being 10.

The worms were allowed to regenerate two weeks longer, i. e. until July 24th, 1908, and the number of somites was again counted. There is also considerable variation in these results. At the first level two pieces had 3 and 4 new somites respectively and three had 7, 8 and 9 respectively. The other pieces varied in the number of new somites between 0 and 16. In the next series four pieces differed by but one somite in the number regenerated and in the other pieces the lowest number of the new somites was 5 and the highest 30. At the third level two pieces had 6 new somites, two others had 9 and two more differed by but one somite; the remaining pieces had from 5 to 47 new somites. Two pieces at the fourth level had 4 and 5 new somites respectively, two others had nine and 10 respectively and the others had from 5 to 39. At the fifth level two pieces had the same number of new somites. At the sixth level two pieces had only 1 new somite, two others had none and two more had 2 and 3 new somites respectively. In the seventh series four did not regenerate and two others regenerated 6 and 50 somites respectively. In the eighth level many had died and two regenerated 2 and 6 somites respectively.

On the original date, June 30th, 1908, ten other worms (*Limnodrilus)* were cut into pieces of 15 somites each and treated in the same way and these too showed great variations. However in this case none of the pieces was capable of regenerating a head.

Again on July 6th, 1908, twenty worms were taken. Ten of *Lumbriculus* were cut into pieces of 15 somites each and ten of *Limnodrilus* were cut into pieces each 12 somites long. These were all counted at the end of two and of four weeks respectively with results much the same in kind as given above for the first series.

The four groups of experiments are summarized in the accompanying tables. Tables I and II deal with *Lumbriculus* and III and IV with *Limnodrilus.*

From these tables it can be seen that, although there are several cieces at each level which either have the same number of new somites or else differ by one somite only, still, on the whole, there is ponsiderable variation between the pieces from a given level for a given

Table I.

Level	Date	Individual	Number somites regenerated									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I (Somites 1—20)	6/30/08—7/13/08		69	73	80	60	75	85	69	62	47	67
	7/13/08—7/27/08		13	3	4	8	16	11	9	15	0	77
II (Somite 21—40)	6/30/08—7/13/08		63	66	41	70	66	70	65	18	50	60
	7/13/08—7/27/08		14	5	9	16	30	15	10	7	12	8
III (Somite 41—60	6/30/08—7/13/08		66	55	42	43	69	63	37	24	48	55
	7/13/08—7/27/08		6	15	47	16	9	9	5	X*	11	6
IV (Somite 61—80)	6/30/08—7/13/08		X	50	50	60	59	53	52	35	40	45
	7/13/08—7/27/08		X	35	39	25	10	5	9	4	13	20
V (Somite 81—100)	6/30/08—7/13/08		X	40	70	55	50	47	42	18	29	40
	7/13/08—7/27/08		X	28	21	5	13	13	8	1	10	15
VI (Somite 101—120)	6/30/08—7/13/08		33	53	76	30	49	40	27	9	X	30
	7/13/08—7/27/08		X	15	0	3	2	1	1	0	X	9
VII Somite 121—140)	6/30/08—7/13/08		0	37	60	X	33	25	16	X	30	X
	7/13/08—7/27/08		X	50	0	X	0	0	0	X	6	X
VIII (Somite 141—160)	6/30/08—7/13/08		X	9	X	2	6	12	0	X	15	X
	7/13/08—7/27/08		X	6	X	X	0	2	X	X	0	X
IX—X			Dead									

* Individual dead.

Table II.

Level	Date	Individual	Number somites regenerated.									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I Somite 1—15	7/6/08—7/17/08		75	70	60	41	32	50	40	30	57	43
	7/17/08—7/31/08		9	0	20	10	3	15	2	3	4	5
II (Somite 16—30)	7/6/08—7/17/08		60	55	38	41	45	43	52	50	64	50
	7/17/08—7/31/08		17	14	0	10	8	16	13	4	1	5
III (Somite 31—45)	7/6/08—7/17/08		70	58	44	36	26	30	53	50	40	47
	7/17/08—7/31/08		16	5	15	9	7	8	13	2	6	17
IV (Somite 46—60)	7/6/08—7/17/08		55	51	38	32	28	53	35	25	34	96
	7/17/08—7/31/08		4	1	1	0	7	13	10	3	8	0
V Somite 61—75)	7/6/08—7/17/08		38	41	29	16	20	58	33	36	32	16
	7/17/08—7/31/08		5	4	2	6	12	1	9	4	7	0
VI (Somite 76—90)	7/6/08—7/17/08		24	38	23	19	33	15	17	15	6	23
	7/17/08—7/31/08		7	0	0	0	2	9	2	5	1	1
VII (Somite 91—105)	7/6/08—7/17/08		13	32	11	17	1	15	5	22	X	X
	7/17/08—7/31/08		0	4	X	X	X	1	1	3	X	X
VIII (Somite 106—120)	7/6/08—7/17/08		4	13	X	9	X	8	X	6	X	X
	7/17/08—7/31/08		1	0	X	X	X	3	X	2	X	X
IX—X			Dead									

two weeks. However, the great discrepancy between the amounts regenerated in the first two weeks and in the last two is particularly noticeable. This is especially true for *Lumbriculus* in which form in three-fourths of the cases the amount regenerated in the first two weeks was at least four times that regenerated in the last two weeks. As a matter of fact many of the pieces regenerated a far greater amount in the first two weeks. The difference is not so great in *Limnodrilus* but even in it in over one half the cases the rate of regeneration is almost twice as rapid in the first two weeks as in the last two, indeed at levels from the posterior region it is more than twice as rapid. Exceptions to what has been said occur in pieces that regenerated little or no tissue during the first two weeks; under these conditions the amount regenerated in the last two weeks exceeded that of the first two weeks.

The tables likewise show limitations in the size of a piece from

Table III.

Level	Date	Individual	Number somites regenerated									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I (Somite 1—15)	6/30/08—7/13/08		23	34	30	29	25	19	27	20	31	26
	7/13/08—7/27/08		7	10	20	14	8	11	25	30	12	17
II (Somite 16—30)	6/30/08—7/13/08		6	10	15	12	0	9	18	35	13	8
	7/13/08—7/27/08		4	4	8	0	6	14	10	15	9	5
III (Somite 31—45)	6/30/08—7/13/08		20	12	7	16	0	13	3	24	0	10
	7/13/08—7/27/08		4	6	9	0	2	4	1	3	5	7
IV (Somite 46—60)	6/30/08—7/13/08		15	10	17	0	12	9	15	11	8	15
	7/13/08—7/27/08		7	X	2	0	10	7	4	6	X	1
V (Somite 61—75)	6/30/08—5/13/08		10	7	5	1	9	12	10	13	6	0
	7/13/08—7/27/08		X	X	X	7	X	X	X	1	X	X
VI (Somite 76—90)	6/30/08—7/13/08		X	X	X	8	X	X	X	8	X	X
	7/13/08—7/27/28		Dead									
VII—X			Dead									

Table IV.

Level	Date	Individual	Number somites regenerated									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I (Somite 1—12)	7/6/08—7/20/08		20	25	10	21	12	34	29	18	23	11
	7/20/08—8/3/08		15	23	34	10	18	6	8	12	18	9
II (Somite 13—24)	7/6/08—7/20/08		12	8	20	10	2	3	15	20	25	28
	7/20/08—8/3/08		10	2	2	8	15	4	9	12	15	6
III (Somite 25—36)	7/6/08—7/20/08		12	15	7	10	8	17	15	11	12	20
	7/20/08—8/3/08		21	0	0	4	6	0	10	X	0	1
IV (Somite 37—48)	7/6/08—7/20/08		13	5	9	0	0	9	3	6	9	10
	7/20/08—8/2/08		0	X	4	15	X	1	0	X	1	0
V (Somite 49—60)	7/6/08—7/20/08		10	12	0	3	2	5	0	0	4	1
	7/20/08—8/3/08		4	6	9	1	X	0	10	2	12	3
VI (Somite 61—72)	7/6/08—7/20/08		8	X	0	X	0	X	X	0	X	0
	7/20/08—8/3/08		0	X	X	X	X	X	X	X	X	X
VII—X			Dead									

the posterior end capable of regenerating. In *Lumbriculus*, Table I, the posterior 20 somites did not live and the 20 somites immediately anterior to the posterior 20 did not regenerate and but one piece at this level lived while of the pieces at the third level from the posterior end 50 per cent lived and regenerated. Of the pieces 15 somites long, Table II, the last and the next to the last posterior set did not live while 50 per cent of the third to the last set regenerated. To determine more closely the size of a piece near the posterior end in *Lumbriculus* capable of living and regenerating some further experiments were made.

July 21st 1908. The posterior thirty somites were cut from 20 worms. A week later all these pieces were dead.

July 22nd 1908. The posterior ten somites were taken from 20 worms and then the twenty-five somites next anterior to these were cut off. At the end of a week one piece twenty-five somites long had regenerated six somites at the anterior end and six at the posterior end. The other pieces died.

July 24th 1908. The posterior thirty-five somites were cut from 20 worms. A week later three of these pieces had regenerated six or seven somites at the anterior end.

Thus it is seen that in *Lumbriculus* the minimal size of a piece from the posterior end capable of regenerating is thirty-five somites while ten somites from the posterior end pieces of twenty-five somites can regenerate at both the anterior and the posterior end.

On the other hand in *Limnodrilus* the level at which fifteen somites can live and regenerate at the posterior end is still farther anterior. Table III shows that at the four posterior levels a piece of this size does not live while but two pieces at the 5th level from the posterior end regenerated. For pieces twelve somites long the results are much the same.

The Intestine and Regeneration.

A. Posterior End.

On looking over some specimens of *Limnodrilus* from which the greater part of the posterior end of the body had been cut off my attention was attracted by a peculiar condition of affairs which existed in one of them. The intestine terminated a short distance from the end of the body and its posterior end was free, not being connected with anything, furthermore it had not regenerated. Neither had the body wall regenerated nor formed an anal opening. The worm had been cut in two seven days previous to this and the absence of regeneration seemed unusual, especially in view of the fact that other individuals operated upon at the same time had formed considerable new tissue. The condition of the worm was carefully noted and the animal was then kept a week longer after which time it was again examined. There had been practically no change; there was no regeneration of the body wall and the intestine ended free in the coelom. The fact that the body wall had not regenerated was extremely striking and suggestive. The thought occured that there might be a correlation between the intestine and the body wall; in other words that regeneration failed to occur because the intestine did not touch the body wall.

Upon referring to the literature it was found that some results obtained by Harper (04) from work on *Stylaria lacustris* indicated that at least certain parts of the body do not regenerate when the alimentary tract is not injured. Harper found on removing a corner of the head somite including the prostomium without injury to the pharynx that the ectoderm would close over the wound but that no regeneration took place. To test this point for *Limnodrilus* and *Lumbriculus* the prostomium was removed from several individuals but by the end of a week it had regenerated in all. From observations on *Planaria maculata* Bardeen (01) concluded that the nutritive currents sent out by the intestine have much to do with the formation of »embryonic tissue«. Morgan (01) removed a portion of the body wall from the ventral surface of the earthworm so as to expose an anterior end of the ventral nerve cord and in such cases he obtained a head-like outgrowth in which there was frequently no alimentary tract. Therefore he maintained that the presence of the intestine is unnecessary for the regeneration of a head.

In view of what had occured in the individuals already mentioned it seemed important to determine what relation, if any, the absence of the intestine has to the regeneration of the worm. In order to do this it was necessary to prevent the intestine from touching the cut surface of the body wall and the only way in which this might be accomplished seemed to be by taking out a bit of the intestine. Various methods were attempted unsuccessfully until the following was tried which was, indeed, the simplest. A finely pointed pair of forceps was ground down to a still finer point, care being taken that the tips met perfectly. A needle was also sharpened that it might cause as little injury as possible. Then worms of the largest diameter were cut in two at the region of greatest diameter i. e. between the 10th and the 20th somites, usually about the 15th. The worms had been previously anaesthetized to insure their remaining perfectly motionless. The head piece was held by piercing its body wall, but not the intestine, with a needle near the posterior end while the tip of the forceps was inserted into the open posterior end, the intestine seized and drawn out a short distance and cut off. The operation was performed with the aid of a binocular microscope. It was found that the more completely the worms were anaesthetized the more easily could the intestine be drawn out. The operation was rather drastic and at first the mortality was high but as skill was gained the death rate became greatly less until frequently nearly all the individuals lived provided no infection took place. The amount of intestine that could be removed varied, from one-fourth or one-half of a somite to as much as three somites. Of course the intestineless somites were frequently constricted off but if an operation had been well performed they were less liable to do so. The results of several series of operations follow.

1st Series — Apr. 24th 08, *Limnodrilus.* — Seven individuals were cut in two between the 11th and the 16th somites and a varying amount of intestine removed. At the end of a week two were alive and showed no signs of regeneration, one having lost one half segment and the other two segments of intestine. The first individual died shortly after this but the second lived three weeks. However the empty somites soon became infected and dropped off.

2nd Series — Apr. 28th 08, *Limnodrilus.* — Ten individuals were cut at the 16th somite and about one segment of intestine removed. Three lived a week and showed no signs of regenerating the body wall. At the end of two weeks one was still alive but the intestineless somites had been constricted off so that the intestine touched the end of the body which had then begun to regenerate.

Several other operations were performed with similar results, none of the worms living very long. Nothing was done during the Summer. In the Fall, at Princeton, *Limnodrilus* of the proper size could not be obtained but some very large specimens of *Tubifex* were to be had and, consequently, thereafter this form was used entirely. The removal of the intestine seemed to be more easily accomplished in *Tubifex* than in *Limnodrilus.*

3rd Series — Nov. 28th 08. About one segment of intestine was removed between the 13th and the 15th somite of ten individuals. At the end of a week four showed no signs of regeneration and the intestine was not in contact with the body wall. A week later in three of these individuals the intestine touched the posterior end of the body and an anal opening had been formed. One individual still showed no external signs of regeneration but sections revealed the fact that the intestine had begun to regenerate.

4th Series — Feb. 9th 09. The intestine was drawn out at about the 15th somite from ten worms. Eight days later five individuals had constricted off the empty portion and regeneration had begun. In four individuals the intestine did not touch the body wall and there was no regeneration at the posterior end of the body. One showed an interesting state of affairs; the last somite had no intestine but the intestine had come in contact with the body wall some distance anterior to the end of the body and regeneration had begun at this point. Hardly more than an anal opening had been formed. Unfortunately this worm died within the next few days. On Feb. 25th one individual was still alive; its intestine did not touch the body wall and no regeneration was noticeable. A week later the intestine had regenerated to the posterior end.

5th Series — Feb. 11th 09. The intestine was removed from ten worms. Five of these were alive a week later. In two individuals the intestine was very close to the posterior end and in another regeneration had begun. In two other individuals the intestine was one and a half and two somites respectively from the posterior end and no regeneration had occured. In one of these a large ovum had slipped down between the end of the intestine and the posterior end of the body completely filling the space. In another set of worms operated upon at the same time two individuals also had the space between the end of the intestine and the posterior end of the body completely filled with a large ovum.

6th Series — Feb. 15th 09. Ten individuals were operated upon at about the 15th somite. One week later nine were alive, the intestine did not touch the body wall in any of them and in none had the body regenerated. Two weeks later all were still alive. In four of them the intestine was in contact with the end of the body and regeneration had begun. In five of them the intestine was from one half to two segments from the posterior end of the body and no regeneration had occured. Ten days later i. e. almost four weeks after the operation, two individuals still showed no signs of regeneration either of the intestine or the body wall and in both cases the intestine ended at the 10th somite leaving two intestineless somites posterior to it. In three other individuals the intestine had regenerated from one-half to one segment, the regeneration in each case occuring somewhere between the 12th and the 15th somite. The intestine had then come in contact with the posterior end of the body upon which regeneration of the latter had again begun.

7th Series — Feb. 16th 09. The intestine was drawn out from ten worms. Two weeks later in two individuals the intestine ended at the 10th somite and the body wall at the 12th and the 14th somites respectively. In another individual the intestine touched the end of the body at the 10th somite but no regeneration had occured. In two others the intestine had regenerated for two segments in each case, starting from the level of the 14th and the 15th somites and almost touching the body wall at the 10th and the 17th somites respectively. On March 11th i. e. nearly four weeks after the date of the operation conditions were as follows. Those individuals in which the intestine ended at the 10th somite and the body wall at the 12th and the 14th somites respectively showed no signs of regeneration in either the body wall or the intestine. Nor did the worm in which the intestine touched the body wall at the 10th somite show any indication of regeneration. The individuals which had previously regenerated the intestine now showed regeneration of the body wall for some distance.

8th Series — Feb. 19th 09. Ten worms were operated on between the 15th and the 20th somites. On Feb. 26th in six individuals the intestine did not touch the body wall and no regeneration of the latter had occured. By March 3rd the intestine had regenerated a short distance, beginning at the end of the 16th and the 17th somites respectively, but it did not yet touch the body wall and no regeneration of the latter had occured. In four other individuals the intestine had regenerated about one-half segment (beginning at the 14th, 15th and 16th somites respectively) and had touched the body wall. After this regeneration of the body wall had taken place. Nine days later all of the above individuals had formed some new somites.

9th Series — Feb. 20th 09. At about the 15th somite the intestine was drawn out of ten worms. On Feb. 27th four individuals were still alive and in these the intestine did not touch the end of the body and no regeneration had begun. By March 6th in two of them the intestine had regenerated for one-half segment beginning at the level of the 13th and the 14th somites respectively and it had touched the body wall at the posterior end after which the body wall had begun to regenerate. In two other individuals the intestine had begun to regenerate beginning at the 14th somite but it had not yet touched the body wall and no regeneration of the latter had occured. Nine days later those that were alive had several new somites.

For these experiments with the intestine almost 500 worms were used and the results were similar to those given above. The data of the experiments which have just been described are summarized in the following table

Table.

Series	Date	Number-individualis	No contact and no regeneration			Contact and regeneration	Died
			1st w'k	2nd w'k	4th w'k		
1	4/24/08	7	1	1		1	4
2	4/28/08	10	3			3	4
3	11/28/08	10	3	1		3	3
4	2/9/09	10	3	1		6	
5	2/11/09	10	4			1	5
6	2/15/09	10	4	3	2		1
7	2/16/09	10		2	2	5[1]	1
	2/19/09	10	4	2			4
9	2/20/09	10	2	2			6

The figures in the columns under "No contact and no regeneration" indicate the number of individuals alive and without regeneration of the body wall at the end of the 1st, 2nd, and 4th weeks respectively. No individual is counted twice. The total of each horizontal row is equal to the number of individuals used in the corresponding series.

The records cited show that of 87 individuals operated upon 59 lived and that in 40, or nearly 75 per cent, of these the intestine was not in contact with the body wall at the posterior end and no regeneration of the body wall had occured during periods varying from one to four weeks. Twenty-four had shown no signs of a posterior regeneration of the body wall at the end of one week, the same was true of twelve at the end of two weeks and of four at the end of four weeks. Furthermore of these 40 individuals, twelve had regenerated from one-half to two segments of the intestine alone within two weeks, four had regenerated it within three weeks and three had done so in four weeks.

---

[1] No regeneration in one.

Several facts of importance are to be gathered from these data. In the first place it is shown that so long as the intestine does not touch the posterior end of the body wall no regeneration occurs from this point. In order to establish with more certainty just how far this lack of regeneration is due to the absence of the intestine it is of prime importance to determine the relation of the ventral nerve cord to the cut end of the body wall. It has been found in the earthworm (MORGAN 02) that when the ventral nerve cord does not touch the cut surface at the anterior end no regeneration takes place and therefore if the nerve had been injured in the experiments being considered here the absence of regeneration could be attributed to this fact. Sections of 75 individuals showed that in every instance the nerve was present at the cut surface. This then precludes the possibility of a lack of proper nervous stimulus. Another important question is that of proper nourishment. There can be no doubt that there was an ample blood supply at the cut surface for, even when the worms lived only a comparatively short time, blood vessels always ran down to the end of the body; either the large dorsal blood vessel remained uninjured or else vessels quickly regenerated. All the tissues in the region of the wound were bathed in a perfect flood of blood. As will be described later, cell proliferation occured at the posterior end of the body wall during the absence of the intestine. Therefore it was not starvation which prevented regeneration. Neither could the lack of regeneration be due to the level at which the worm was cut since in all cases in which the intestine was absent the posterior end of the body was at a level from which regeneration occurs under normal conditions and all further doubt on this point is dispelled by the fact that the intestine frequently regenerated and upon its touching the body wall growth proceeded in the usual manner. even if as much as two or three weeks had elapsed before the intestine came in contact with the posterior end of the body. Controls showed that the piercing of the body wall with the needle did not effect the result. It is true that many of the worms lived but a week and some objection might be raised on the ground that the body wall would have regenerated if it had had sufficient time. But the normal regeneration occurs in less than a week and in these experiments, even those worms from which a piece of the intestine had been removed could constrict off the empty somites and form at least an anal somite within a week. Furthermore in quite a number of individuals the intestine was not present in the last segment for two weeks and in other individuals for three or four weeks, a length of time which should be ample for the body wall to regenerate if it were at all capable of so doing. There is therefore little basis for doubting that in these worms the presence of the intestine is a necessary factor in posterior regeneration.

The question arises, is the stimulus exerted by the intestine merely the mechanical one of contact or is it of another nature peculiar to the intestine alone? The comparatively delicate character of the worms made the introduction of foreign objects extremely difficult. Fortunately the mechanical stimulus was supplied in some cases by ova which came to lie between the end of the intestine and the posterior end of the body wall. An ovum in his position filled the coelom completely and pressed against the body wall. Three such cases were observed and in each the individuals lived at least a week (See series 5), and yet the presence of an ovum in this position caused no regeneration.

Although the body wall can not regenerate without the intestine, still the latter can regenerate independently of the former. This fact has been noted in the series of experiments already described and it is still more evident in the following observations.

On Jan. 16th 09, the intestine was drawn out of several worms for from one to two somites. Two days later one individual had begun to regenerate a little tissue from the 11th somite of the intestine. In three days three individuals had formed about one-fifth of a segment of intestine beginning at the 14th somite and in six days the intestine of another had regenerated one-half segment.

Feb. 16th 09. In this case the intestine was taken out of from one to three somites. Ten days later in two individuals the intestine had regenerated one segment beginning at the 11th and the 12th somites respectively. In thirteen days four had regenerated the intestine for a length of two segments beginning with the 14th or the 15th somites. In sixteen days two other individuals had replaced three segments of intestine beginning at the 12th somite.

It is worthy of note that both in the regeneration of the entire body and in that of the intestine alone comparatively little tissue is replaced during the first week. In the case of the entire body usually hardly more than the primordia of a few segments are regenerated and in the case of the intestine alone, but little tissue and sometimes none appears. This is to be explained by the fact that during the first few days after an operation the organism is concerned in adjusting itself to new conditions; the wound is being closed by a temporary plug which is later replaced by a more thorough healing and preparations are being made for the addition of new tissue which process, when once it is begun, progresses rapidly.

Provided an individual lived a sufficient length of time the intestine usually regenerated but in the experiments already described four individuals showed no indications of new tissue in the intestine even after as much as four weeks had elapsed (See series 6 and 7 p. 400). The fact that in each of these cases the intestine was cut off at the 10th somite and did not regenerate is very significant. All of these cases occured in *Tubifex* and it is well known that in general posterior, regeneration does not take place in a head piece of *Tubifex* unless it possesses at least ten somites. As a matter of fact in this series there is one individual in which the intestine was in contact with the posterior end of the body at the 10th somite and yet no outgrowth appeared even after several weeks. Therefore it is safe to conclude that whatever cause prevents the growth of the entire body from this level likewise prevents the intestine from regenerating.

B. Anterior End.

Attempts at drawing out the intestine from the anterior end of *Limnodrilus* and *Tubifex* within levels at which anterior regeneration normally occurs proved unsuccessful because the small diameter of the body in this region made the insertion of the forceps rather difficult without injuring the somites to such an extent as to cause them to constrict off. However at levels posterior to a point at which anterior regeneration of the body takes place the diameter of the body is greater, and in this region the intestine was removed from the anterior end of pieces in order to learn whether or not the intestine would regenerate where regeneration of the body as a whole does not occur. It will be remembered that the intestine does not regenerate from the posterior end of a piece anterior to a point at which the body as a whole does not regenerate posteriorly. The intestine was removed from several somites at the anterior end of pieces in the neighborhood of the 20th somite. Usually most of the intestineless somites would constrict off but some individuals were obtained in which one or two intestineless somites remained attached. In none of these did the intestine regenerate more than to close the cut end. The body wall healed but as one would expect no regeneration occured.

Since it was not possible to remove the intestine from the anterior end of *Limnodrilus* or *Tubifex* at levels from which anterior regeneration of the body occurs *Lumbricus herculeus* was used for this purpose, its great diameter and the firmer character of its tissues enabling the intestine to be removed with ease. Experiments on this form were also desirable in view of MORGAN'S results regarding the correlation between the nervous system and regeneration in *Allolobophora foetida.* From this work it seemed evident that there could be at least some regeneration without the presence of a digestive tract in the new portion but MORGAN was uncertain regarding the role played by the digestive tract. His conclusions on this point are as follows. "Whether the presence or absence of a digestive tract in the new part depends upon whether or not the old digestive tract was injured on its ventral side can only be determined by further experiments. That it may be injured is certain; that it is sometimes not injured, or at least not cut, I can also state to be true."

The following records are taken from experiments performed to gain more light on these points.

1st Series — May 19th 08. The first seven somites were cut off and some of the alimentary tract was then removed from the part remaining. Four individuals were used. On June 24th three of these showed no signs of regeneration but sections revealed the fact that the tip of the nerve cord had been cut so that it did not touch the cut surface of the body wall. A layer of epidermis had grown over and completely closed the wound but there was no further growth. The fourth individual had a short pointed tongue of tissue in which there was no digestive tract. The nerve had not been injured.

2nd Series — Sept. 29th 08. From five specimens the first seven somites were cut off and the intestine was removed as before. By Nov. 6th all had a short tongue of new tissue in which there was no intestine. Several worms from which an equal number of somites had been cut without the subsequent removal of the digestive tract were used as a control. In the same length of time these worms had a considerably longer tongue than had the others and its segmentation was clearly indicated. An alimentary tract was of course present.

3rd Series — Jan. 23rd 09. The first six somites were cut off from ten worms and then a portion of the alimentary tract was drawn out. On Feb. 27th of the eight individuals that were still alive all had a short pointed tongue of new tissue, the digestive tract not being present.

From the second and the third series it is evident that a certain amount of regeneration of the body wall is possible in *Lumbricus* even when the intestine is absent. Furthermore, from the fact that no digestive tract was found in the new portion one can conclude that it does not arise de novo from the ectoderm and that therefore in those cases in which MORGAN found a digestive tract it was very probably due to an outgrowth from the old digestive tract. In the first series where the nerve did not reach the anterior end there was no regeneration and since where some regeneration occured the nerve was present it can be assumed that some influence is exerted by the nerve. Although, as we have seen, regeneration does occur without the presence of the digestive tract nevertheless under these circumstances, as the control in series two shows, the new growth is neither so extensive nor so perfect as that which is normally formed. This is evident both in the length of the regenerated portion and in its segmentation. The latter is distinctly shown in the normal growth, but in the abnormal type the segmentation is not so clear, though there are some slight indentations of the surface which might be looked upon as segmental depressions. Internally the segmentation is still more indistinct, in fact the sections showed no signs of it.

II. Internal Phenomena.

The grosser processes in the regeneration of either the body wall or the intestine can be followed with ease by external observation but the more minute changes, which in the last analysis are no doubt of great significance in the interpretation of the phenomena of regeneration, can be traced only by means of sections. In the cases just considered, where there has been no regeneration in the absence of the intestine, we have indications that the internal phenomena are radically different from those that are found under normal conditions and, indeed, a histological examination of individuals from which the intestine has been removed revealed certain remarkable and suggestive variations from the normal course of events. These will be described with some detail in the following pages. The account will deal chiefly with those worms which have lost a part of the intestine.

A. Posterior End.

The Closure of the Wound and the Strand.

The closure of the wound does not differ essentially from the usual method. As soon as the body is severed the sharp contraction of the muscles draws the edges of the wound together and closes the aperture. The almost immediate insertion of the forceps to size the intestine delays this process but does not prevent its completion once the obstructions are removed. The drawing out of the intestine causes the body wall to be thrown into transverse folds but after the intestine has been severed the body wall is again extended and at the same time the intestine is retracted until the part of it remaining in the body has reached its normal position in the coelom, leaving a cavity between its posterior end and that of the body wall (Fig. 1). Occasionally the contracting body walls catch the intestine before it can be drawn back, in which case it is held by them for a while until the stretching movements of the worm finally free it and allow it to be entirely retracted. At times the lips of the wound contract in the usual manner and meet evenly, at other times, and especially if they have become much irritated by the operation, they become puckered and the edges of the wound are ragged. Under these circumstances the loss of blood is sometimes profuse and in cases where the blood vessels are torn within the coelom a considerable amount of blood gathers in the body cavity. The temporary closure of the wound is aided by a plug of loose chlorogogue, leucocytes, coagulated blood and any other cells that may have been dislodged by the operation (Fig. 1). Later a loose, thin layer of epidermis grows over the plug, a cuticle is formed and the wound is closed (Fig. 2).

The drawing out of the intestine is such a violent operation that one would naturally expect to find the tissues of the coelom considerably injured and therefore upon examining sections of a worm from which the intestine has been removed one is struck by the comparatively little damage that has been done. The ventral nerve cord was rarely injured and was always in contact with the cut surface of the body wall. As mentioned before this proves that the failure to regenerate can not be due to the absence of proper nervous stimulus. Except for slight injury at the point where they met the intestine, the septa were generally unharmed though they were frequently displaced from their normal position and slanted either anteriorly or posteriorly (Fig. 18). When the intestine had come out easily even the large dorsal blood vessel was often intact. Usually most of the chlorogogue cells remained attached to the intestine and were taken out with it but if they had been torn off they frequently remained in the coelom and in the space between the end of the body and the end of the intestine they formed a solid plug in which were also blood vessels and some stray cells. Under other conditions the coelom was at first comparatively empty, about the wound were collected leucocytes, loose pieces of muscle and some chlorogogue and the same type of cells was found wandering about more or less freely in the cavity

(Fig. 1). Shortly after an operation considerable blood is present in the coelom but this soon disappears. In case quite a bit of the intestine has been removed this unorganized mass of cells may extend for half a somite or more toward the anterior end.

In a short time after the operation the absence of the intestine has a very remarkable effect upon the tissues of the body wall surrounding the wound as well as upon the cells between the intestine and the end of the body. Muscle fibers, leucocytes, connective tissue, some chlorogogue cells and, to a certain extent, ectoderm cells also all unite in forming a strand which usually extends from the region of the wound to the intestine. Chiefly muscle fibers and peritoneal cells compose the strand. The cells are much attenuated in an antero-posterior direction. From all parts of the cut surfaces the muscle fibers wander into the coelom. the longitudinal fibers from all sides of the cavity converging toward and meeting at a point in the coelom approximately on the longitudinal axis of the body and then extending anteriorly to the intestine. The peritoneal cells about the wound join the muscle. Other material such as leucocytes, connective tissue or chlorogogue cells which happen to be in the path of the fibers are woven in with them and aid in forming a more or less solid mass (Fig. 3). Not all cells become such an intimate part of the strand; this is particularly true of the large chlorogogue cells. These frequently act as obstructions between which portions of the strand thread their way finally to unite and form a common central strand. At times the body wall becomes entirely stripped of its musculature, there being nothing but a thin layer of ectoderm left.

Although the strand generally extends between the posterior end of the intestine and the posterior end of the body wall still there are several exceptions to this. A strand may extend from the posterior end of the intestine to a lateral point on the body wall; from the posterior end of the body wall to a lateral point on the wall farther anterior or from a lateral point on the wall into the coelom. In Figures 4 and 6 such strands are shown. In Figure 4 the body wall is seen to bend sharply outward and from the angle thus formed a strand composed almost entirely of muscle fibers runs posteriorly in a diagonal direction toward the median line. In Figure 6 a strand of muscle fibers and peritonial cells extends from a lateral point on the body wall into the coelom. It appears to be the case that wherever the continuity of the musculature is broken the fibers are set free from some tension thus permitting them to move out into the coelom. One of the interesting points is the regularity exhibited in the arrangement of the fibers. Except where interfered with by obstructions they do not form an unordered mass extending in all directions but a strand extending along one axis. It is very probable that the free ends of the fibrils become attached to some point within the coelom and that then the extension and contraction of the animal's body exerts a strain upon them which holds them in a more or less compact strand. The formation of such strands as have been described has not been noted in normal regeneration and its absence there is to be accounted for by the continual presence of the intestine which occupies the coelom and is close to the wound, thus preventing the muscle fibers from wandering. To a certain extent the same is true in those instances where a solid plug of chlorogogue cells fills the coelom, under which circumstances comparatively little muscle appears in the plug.

The Intestine.

The initial steps in the healing of the intestine are in some respects similar to what occurs in the body wall. As soon as the intestine has been severed the part remaining in the body is retracted to its normal position. The lips of the wound then contract and meet in the median line thus completely closing the intestine. About the end of the intestine are collected entodermal cells which have been torn off by the operation, blood, loose chlorogogue and leucocytes (Fig. 6). In the course of a day the entoderm becomes so thoroughly knit together that there is little indication of an injury. The blood vessels are also quickly repaired and closely invest this region. At the anterior body levels where the intestine fails to regenerate this is the permanent condition. In such cases even after four weeks there is no trace of growth; the intestine is rounded at the posterior end and there is no opening. The epithelial lining of the intestinal cavity appears normal; and there is no indication of cell division; the cells are not enlarged nor have they proliferated and formed a plug. The outer, muscular layer of the intestinal wall extends completely around the posterior end and, frequently, surrounding this is the large dorsal blood vessel which becomes considerably convoluted and enlarged to form more or less of a sinus (Fig. 5). It connects with the ventral vessel and in additions gives off small branches which run down to the posterior end of the body.

When we consider the causes for this absence of entodermal regeneration there seems to be no reason from a histological viewpoint why it should occur. So far as observable no necessary elements are lacking since as will be shown below, foreign cells take no part in the formation of new entoderm. The possibility of a stimulus to growth being required from the ectoderm is likewise ruled out since regeneration of the entoderm occurs where there is no connection between the two. In every individual observed which had been allowed to live for over a week those in which the intestine was removed at other levels than the 10th showed some stage of regeneration. As mentioned before it is well known that under normal conditions *Tubifex* does not regenerate in a posterior direction from a level anterior to the 10th or the 11th somite, and since all cases of failure to regenerate after a time were found at the 9th or 10th somites it seems clear that the intestine failed to regenerate because it was removed at a level too near the anterior end.

The method of growth of the intestine in normal regeneration has occupied a somewhat secondary position in the literature. When an individual's body is severed the intestine retracts a short distance from the ectoderm and the end is closed. Thereafter, according to Bock (98) in *Chaetogaster* and Haase (98) in *Tubifex*, it grows down and fuses with the ectoderm. Hepke (97) claims that ectodermal cells are applied to the hindermost portion of the intestine and form the new entoderm. Michel (98) holds that it is formed from an indifferent mass of ectoderm and entoderm which lies between the end of the intestine and the posterior end of the body whereas Rievel (96) in *Nais*, *Allolobophora* and *Lumbricus* and von Wagner (06) in *Lumbriculus* agree with Bock and Haase. In early stages Iwanow (03) in *Lumbriculus* finds considerable cell proliferation in the entoderm by means of both mitosis and amitosis and since he does not note the addition of foreign cells he concludes that the intestine regenerates from entoderm.

Where some of the intestine has been removed it is not in proximity to the ectoderm and therefore its regeneration can be followed without difficulty. Under these circumstances additions to the intestine are seen to be formed exclusively of entoderm. The process is initiated by the extension of a narrow, median tonguelike projection from the posterior end that is more the result of the stretching of the old entoderm than of the proliferation of new cells (Fig. 6). New cells soon begin to form but, as a matter of fact, comparatively few instances of cells in process of division have been seen although special search was made for them. Mitosis and amitosis both occur. The former can, of course, be easily detected; cases of the latter are not so readily found, nevertheless the frequent occurrence of double or elongating nucleoli are probably indications that amitosis does take place. New cells are formed throughout the growing portion of the intestine, most abundantly, however, at the tip and at a point some distance anterior to it. The nuclei at the tip are usually smaller and cell division is rather frequent. The other region of active proliferation is to be found at the base of the tongue, that is, where the new part joins the old. Here quite a number of cells is to be found, especially at an early period when the entoderm is often considerably thickened and occasionally a cell is to be seen in the process of division (Fig. 7). Frequently instances of division were found as much as a segment or more anterior to the regenerating region in parts of the intestinal wall not immediately affected by the wound. This has also been observed by Iwanow in *Lumbriculus*. Where division was seen at such a distance it was always found to be mitotic, the axis of the spindle standing parallel to the longitudinal axis of the intestine. From the fact that the proliferation of cells may occur in these more distant parts it is evident that the elongation of the alimentary tract is not dependent solely upon the formation of new tissue in the immediate vicinity of the wound. In the region of greatest proliferation the entoderm forms a disorganized group of cells but as growth proceeds these become arranged in a single layer about a central cavity. These cells are comparatively short in the transverse axis of the intestine and somewhat attenuated antero-posteriorly but their number in a given area is practically equal to the number in a like area of the old portion, the chief difference being one of length. Cilia project from the inner end of the cells at a very early period, in fact a fringe of cilia is to be observed on the cells as soon as they have assumed a definite position in the intestinal wall. The process of growth once started it proceeds uninterruptedly until the posterior end of the body wall is reached. Since the septa are not removed in the drawing out of the intestine it might be supposed that they would grow across the openings through which the intestine formerly passed and thus act as an obstruction to the regeneration of the latter. This does not occur, the apertures remain open and the intestine in its progress towards the posterior end passes along through these openings. When regeneration is completed the intestine extends to the posterior end as a straight tube which is markedly narrower than the old portion.

Before going further it might be well to consider briefly the extension of the muscular coat and the chlorogogue over the new intestine. The musculature of the intestinal wall is so closely surrounded by the perivisceral blood vessel that even in the uninjured parts it is rather difficult to distinguish the two. By close observation one can see the small, dark nuclei of the fibers in intimate contact with the outer peripheral surface of the entoderm either singly or in groups and about them the spindle shaped cell bodies. In the many articles that have been written concerning the histogenesis of regeneration very little has been said about the origin of the intestinal musculature. Abel (02) discusses the question very briefly for *Tubifex* and says these muscles are derived from the same material as are the longitudinal muscles of the body wall (i. e. cells of ectodermal origin) groups of such cells being applied to the outer wall of the intestine and transformed to muscle. Iwanow (03) gives a somewhat more detailed account of the process in *Lumbriculus* and derives the longitudinal fibers from the visceral wall of the coelomic sacks, certain cells of which, with small dark nuclei, become applied to the wall of the intestine and are transformed into muscle fibers. Iwanow believes the coelomic sacks are of mesodermal origin. From my own observations it is evident that where the developing septa join the intestine some cells with small nuclei migrate to the intestinal wall, become closely applied to it, elongate and are transformed into muscle fibers. This description applies only to normal regeneration. In the case under discussion, where the intestine does not come in contact with other tissues, the origin of the musculature is different. In certain cases the proximity of the intestine to the strand gives the impression that some of its cells may be concerned in the formation of the new intestinal musculature. However it is to be seen that the strand splits at the tip of the intestine and passes up along its sides leaving a short space separating the two (Fig. 7). The strand, therefore does not give rise to the intestinal muscles. These are derived from the old intestinal musculature through increase and migration of the latter's cells. In the vicinity of the point from which the new intestine grows some of the muscle cells detach themselves from the entoderm and migrate toward the new portion of the intestine (Fig. 7). Both before this and in course of migration a few may be seen dividing, which so far as observed, is done amitotically. Along the sides of the new intestine they again attach themselves and form its musculature.

The chlorogogue along the new intestine is also due to a migration of the old cells. At first these do not keep pace with the growth of the intestine but begin to migrate only after it has reached a considerable length, in fact it may be almost a segment long before the oldest portion of the new intestine begins to be surrounded by the chlorogogue. The first step in the process is an elongation of the chlorogogue in the neighborhood of the point from which the regeneration of the intestine originally started. This elongation may serve to cover the immediately adjoining new parts but as growth proceeds certain of the chlorogogue cells become detached and move down along the sides of the intestine. Free migration in the coelom does not usually occur although this may also take place. Most of the cells migrate by creeping along the sides of the intestine. Normally the long axis of the chlorogogue cells is perpendicular to that of the intestine but those cells that migrate along its sides gradually change their shape. The former longitudinal axis is shortened while elongation takes place in the opposite direction until finally the cell is extremely attenuated and flattened against the intestine. In the meantime it moves toward the posterior end (Fig. 8).

The Proctodaeum.

There has been considerable discussion and no little disagreement among the numerous writers on the subject of posterior regeneration as to just how the anal opening is formed. Some authors maintain that there is a proctodaeal invagination while others deny it. RANDOLPH (92), V. KENNELL (82) and v. ZEPPELIN (83) describe the formation of a proctodaeum similar to that found in embryonic development. RIEVEL (96) and v. WAGNER (06) claim it is formed from ectoderm alone, on the other hand HEPKE (97) and HAASE (98) maintain that it is composed of entoderm while v. BOCK (98) and MICHEL (98) found a simple fusion between the body wall and the intestine without the closing of the aperture. ABEL (02) seems to have harmonized the various views by finding that the method differed even in the same species; both intestine and body wall may close then meet and form an opening or else, and particularly at levels near the anterior end, the sinking in of the ectoderm comes before the opening is formed and lastly both intestine and body wall may remain open and merely fuse, this being the case at the more posterior levels.

In the present instance where a portion of the intestine has been removed a proctodaeal, or perhaps better a pseudoproctodaeal invagination is of frequent occurrence, but one must be careful to distinguish between what can be considered even a pseudoproctodaeal invagination and a mere folding of the body wall. The latter also often occurs, in fact there is some slight folding in nearly every individual. The foldings which can be termed pseudoproctodaeal occur at the point where the cut edges have met and extend inward in an anterior direction for various distances, sometimes quite far. Their edges may be straight or rough and puckered (Fig. 7). They are the result of the same influences that cause the entire body wall to fold over toward the median line, namely the strong contraction of the body musculature, only in this case the process has gone farther. In normal regeneration the presence and the posterior growth of the intestine prevent such deep invaginations but when the intestine is absent there is no support for the weakened portion of the body wall about the wound. Especially is this true in those cases where the muscle fibres immediately surrounding the wound have left to form the strand. The epidermis is then left without adequate support and is unable to withstand the continued strain exerted upon it by the contraction of the adjacent muscles and consequently the wall collapses at this point and forms a deep depression.

An actual proctodaeum is formed only when the intestine reaches the end of the body and fuses with the epidermis preparatory to the formation of an anal opening. The epidermis in this region becomes considerably thickened in the absence of the intestine and some cells even migrate into the coelom but since the migrated cells lie along the ventral side they present no obstacles to the growth of the intestine and since the thickening is also mostly confined to the ventral half of the body the epidermis at the point at which the intestine touches it is usually of little more than the normal thickness. The manner in which the opening is formed corresponds with what has been described heretofore by v. KENNEL (82) and v. ZEPPELIN (83) in the fission of *Chaetogaster* and by RANDOLPH (92) in the normal regeneration of *Lumbriculus* as well as by ABEL (02) in *Tubifex*. As mentioned before ABEL finds that the anal opening is formed in three chief ways. The method in this case is that described by him under the subhead »Die Regeneration des Enddarms mit Verschluß des Darmes und Neubildung von Segmenten (Proctodäum)«. When the intestine meets the epidermis the two fuse so that there is no sharp line of demarcation between them. The entoderm is considerably lighter in color than the ectoderm but even this distinction is not so marked at the point of immediate contact since here the ectoderm does not take the stain (hematoxylin) so readily as do the adjacent parts. The ectoderm conveys the impression of its being desolved although no degeneration could be observed. In the meantime a slight depression occurs in the ectoderm and as it becomes deeper the ectodermal cells pass to one side or the other to form the walls of the invagination, which is the proctodaeum, until finally the central portion of the depression is deprived of cells and the opening is completed.

In the course of inspecting individuals from which the intestine had been removed a few were noticed which seemed to have either a bifid posterior end or else to have an anal opening some distance from the posterior end of the body in which case one was lacking where it should normally appear. One individual in this condition was noted in which the new growth started at a point about one segment anterior to the posterior end of the body and extended quite an appreciable distance from the body. The intestine had been cut off one segment from the end of the body and evidently for some reason it had grown over to the side. At this point an opening had then formed. The worm was kept a while longer but unfortunately it died before it was again examined so that the cause of this abnormal growth could not be determined. Later a somewhat similar case was observed, the growth had progressed a very short distance and the worm was therefore killed in the hope of determining what had caused it. Upon examination of sections it was found that an anal opening was in process of formation. The intestine stopped about a segment from the end of the body and at its posterior end where regeneration usually occurs there was only the slightest indication of an outgrowth. At a point very slightly anterior to this it had grown out laterally and extended over to the body wall meeting it about midway between the dorsal and the ventral surfaces. At the point of contact a fusion between the intestine and the ectoderm had occured and a slight invagination of the latter had also taken place preparatory to the formation of a proctodaeum. An opening had not yet been established but the ectoderm directly opposite the intestine was thin and its cells in process of migration exactly as in the formation of an opening at the posterior end of the body. The adjacent portions of the ectoderm on both sides of the thin area were protruded so as to form two lips, the cells of which were dividing both mitotically and amitotically. Some cells were enlarged, particularly on the ventral posterior side where in addition they were migrating into the coelom (Fig. 21).

In spite of the fact that the growth had not progressed far the cause of the abnormality is not entirely clear. In searching for an explanation one naturally thinks of an injury to the nerve cord but the condition of this was such that under normal circumstances one would not suspect an injury and the probabilities are against it since the nerve was some distance from the opening and directly opposite the latter it seemed normal. Neither did the nerve come in contact with the intestine so that any share which a nervous stimulus may have had in causing the abnormality must have been entirely secondary. In the ectoderm at the point of contact with the intestine the invagination is not deep, the thickening is not great and a migration of the ectoderm into the coelom occurs at but one point and even here it is slight. It seems probably, therefore, that this abnormal condition of the ectoderm occured after the intestine had touched it. That the presence of the intestine at a cut surface of the body wall other than at the posterior end of the body may cause the formation of an anal opening was noticed by HIRSCHLER. Upon cutting off the posterior end of a leech rather obliquely so as to sever not only the posterior portion of the intestine but also one of the posteriorly directed lateral caeca he found that in addition to the normal anus a small lateral anus had likewise formed opposite the injured caecum. In the present instance the question centers about the factor that caused the intestine to grow over toward the body wall. It is possible that the intestine had been pierced by the needle used to hold the worm or the body musculature might have been injured at this point and formed a strand which extended over and deflected the intestine. Such strands in other individuals had partially deflected the tip of the growing intestine but the specimens had been killed before it could be determined what the final result would have been. The musculature of the wall for a short distance on either side of the lips is disorganized and it seems probable that a strand may have at least directed the growth of the intestine to one side.

The Ectoderm and the Neoblasts and Formation of the Mesoderm.

Although under the abnormal conditions that we are considering the body wall does not elongate, still it is not in what might be termed a quiescent state. The ectoderm cells about the wound are actively dividing and as in normal regulation the proliferatien is almost entirely confined to the ventral half of the body. The process is initiated by a marked enlargement of the cells after which they divide both mitotically and amitotically and soon break through the basement membrane into the coelom.

The participation of ectodermal elements in the formation of the mesodermal structures has been repeatedly considered to occur in all annelids thus far studied. Semper in (96) *Nais* describes a proliferation of ectoderm which becomes redifferentiated into mesoderm. Makaroff (99) in *Tubifex*, Hepke (97) in *Nais*, Nussbaum (01) in the Enchytraeids. Michel (98) in *Lumbriculus*. *Allolobophora* and *Tubifex*, all claim that the same phenomena occur in these forms. v. Wagner (00) studied *Lumbriculus* and describes the migration of ectoderm into the coelom and the subsequent formation of mesodermal structures from it. This source of the mesodermal tissues has been denied by Randolph (92), Iwanow (03) and Janda (02). The first two both worked on *Lumbriculus* and Janda studied *Rhynchelmis*. They ascribe its origin to certain reserve cells known as neoblasts. These are derivatives of the peritoneum and are unusually large ovum like cells of irregular outline. The nucleus fills most of the cell and it is normally circular, the greater portion of it being occupied by a central clear area in which no bodies appear except a large nucleolus, the chromatin bodies being confined to the periphery of the nucleus outside of the clear space. The cytoplasm is capable of amoeboid movements, at times sending out branched pseudopodia, and the nucleus also changes its shape (Fig. 9). In what may be termed the resting condition these cells are attached to the septa in the ventral half of the body only, on both sides of the nerve cord, sometimes singly at other times in groups of two or three, rarely more (Fig. 11). Randolph (92) found them "in every somite of *Lumbriculus* with the possible exception of one or more at the anterior extremity" but v. Wagner (00) does not find them so widely distributed in this form, usually none at all in the anterior 12 to 18 somites. Neither have I noticed them in every somite of *Tubifex* and *Limnodrilus*. In but two or three instances have I observed them in the dorsal half of the body. Less frequently they are found along the blood vessels or between the chlorogogue and the intestine. During regeneration from the posterior end of the body several of them are found at this point. The severing of the body apparently acts as a stimulus which causes them to leave their places of rest and migrate to the wound. The part which they play in regeneration has caused considerable discussion.

Semper in a description of budding in the Naids was the first to pay them much attention. Since he found them in the midventral line between lateral proliferations from the ectoderm he thought they formed an axis about which other structures arise much as they do about the notochord in vertebrates and therefore he termed them »Chordazellen«. BULOW (83) merely mentions similar cells as being present in *Lumbriculus.* Later RANDOLPH (92) in an account of the posterior regeneration in *Lumbriculus* described them and applied the now generally accepted term neoblast. She found that they migrated from the uninjured parts of the body to the wound and she derived from them the walls of the coelomic sacks, the longitudinal muscles, the ventral blood vessels and the ventral mesentery. She suggests that "they may represent the ova of the primitive worm which were originally produced in every somite". HAASE found them at the posterior end in *Tubifex* but as he did not study the mesoderm he expresses no opinion regarding its derivation from the neoblasts, merely stating that they take no part in the formation of the entoderm or the nerve. IWANOW (03) has followed RANDOLPH and says that in *Lumbriculus* »die Neoblasten dem größten Teil aller mesodermalen Gebilde der Rumpfsegmente den Ursprung geben«. IWANOW admits seeing the enlarged ectodermal cells which other authors describe as entering the coelom and forming the mesoderm but he denies that they break through the basement membrane. According to him they remain in the ectoderm, subsequently become smaller by division and form the ventral nerve cord. HEPKE (97) is entirely opposed to the view held by these workers and expresses himself in the following words »Was nun RANDOLPH hinsichtlich der Bedeutung ihrer Neoblasten, also der ‚Chordazellen' SEMPER's angibt, nämlich daß sie dazu da seien, um möglichst schnell wieder neues Mesodermgewebe zu bilden, sobald durch irgend einen Umstand dazu Veranlassung gegeben ist, hat sich bei meinen Regenerationsversuchen an den Naiden nicht bestätigt; denn ich hatte hier nie Gelegenheit zu konstatieren, daß von der Gruppe der Neoblasten aus sich jemals Zellen abzweigten oder zu Bildung von Mesodermgewebe beitrugen, und obwohl mitunter eine Teilung derselben stattfand, so behielten die daraus entstandenden Produkte ihren Platz doch beständig bei.« von WAGNER (06) is the last worker to consider the neoblasts but he comes to no definite conclusion regarding their function. However he believes them to be of "reparative Nature" although he thinks that too much has been ascribed to them. At one point he expresses this opinion regarding their relation to the ectoderm; »Unter allen Umständen muß ich der von RANDOLPH (und JANDA) gegebenen Darstellung gegenüber das Recht der Epidermis wahren, indem ich auf jene Einwanderung ectodermaler Elemente Berufung einlege, von der ich früher berichtet habe und die den beiden eben genannten Autoren offenbar entgangen ist.« He is of the opinion that the musculature is derived from the ectoderm but he says nothing concerning the septa. In his summary he writes, »Das Vorkommen von Neoblasten sowie deren event. Bedeutung für die Reparation bei den limicolen Oligochäten erscheint noch sehr strittig, doch dürften die Neoblasten, wo sie vorhanden sind, auch eine Rolle bei der Reparation spielen.« From this brief review of the literature it is seen that quite contradictory opinions are held regarding the origin of the mesoderm. Semper (76), Makaroff (99), Hepke (97), Abel (02) and Michel (98) think the mesoderm comes from the ectoderm. Randolph (92), Iwanow (03) and Janda (02) maintain that it is derived from the neoblasts and the most recent worker, v. Wagner (06), complicates matters somewhat more by deriving at least the musculature from the ectoderm.

So far as observed none of the authors who oppose the view that the neoblasts form the mesoderm has offered any suggestion as to what function the neoblasts perform. Their distribution through the body and their early appearance in the neighborhood of the wound suggested that they might be phagocytes. To test this several worms (*Limnodrilus* and *Tubifex*) were injected with foreign substances; some with yeast and others with india ink. Six hours later the individuals were killed. The somites which had been injected with the yeast were swarming with leucocytes most of which were gorged with yeast. The ink had been taken up to a certain extent by the chlorogogue but most of it probably escaped through the nephridia. In not a single instance was there anything to be seen in the neoblasts. They were undisturbed and had not migrated nor were they dividing. It is therefore certain that they are not phagocytes.

My chief attention has not been given to phenomena of normal regeneration but, since in the absence of the intestine neoblasts are present at the posterior end of the body and since there is also a marked activity of the ectoderm at this point, I have studied both neoblosts and ectoderm in the septa forming zone under normal conditions and it seems certain that no cells from the ectoderm enter the coelom except those that form the nerve cord. It is true that there is a great similarity between the ectoderm cells of this region and the neoblasts and this is an important point since it seems highly probably that those who have derived the mesoderm from the ectoderm cells have confused them with the neoblasts. Appearances in this part of the body are extremely misleading as will be seen from the following description.

The apparent migration of the ectoderm into the body cavity in the septa forming zone is largely due to the plane of section and to the similarity between the ectoderm cells and the neoblasts. The neoblasts and the primordia of the septa are closely applied to the inner surface of the ectoderm and, except when taken through the median plane, a longisection of a cylindrical object, such as is the body of these worms, will pass through the cylinder in such a way that the neoblasts etc. will be in the central portion of the section, while the ectoderm will appear to be extending from the sides into the coelom and joining the neoblasts (Fig. 13). In reality the ectoderm has merely been cut diagonally. The fact that the ectoderm cells and the neoblasts are almost mirrored images of each other and also the fact that the ectoderm cells are elongated in the transverse axis of the body together with the important fact that the line of demarcation between the neoblasts and the ectoderm is frequently very indistinct, all add to the illusion so that it is often only by the most careful observation that one can discover the actual relations.

Except at the point where the ventral nerve cord is regenerated the basement membrane of the ectoderm does not break. It is very thin and frequently the ectoderm cells appear to be entering the coelom but an examination of such cases with an oil immersion lens and high power oculars has convinced me that in none of these cases does the ectoderm enter the coelom. Cross sections of the body through the region under consideration reveal a bulging out of the ectoderm into the coelom on both sides of the midventral line at which point neoblast-like ectoderm cells seem to be entering the coelom (Fig. 15). These projections are the primordia of the ventral nerve cord and the cells composing them enter the coelom to form the nerve only and do not form mesoderm.

The manner in which the neoblasts give rise to the mesodermal structures has been so well described by others that only a brief sketch of the process need be given here. In the normal individual neoblasts of what may be termed adult size or nearly so are attached to the septa at various points along the ventral side of the body and shortly after an individual's body has been severed the larger neoblasts detach themselves from the septa and migrate by means of amoeboid movements along the nerve cord to the posterior end of the body i. e. to the point of injury. In addition to the fact that the nerve serves to keep open a small space at the septa by which the neoblasts can pass these barriers to their progress it is also used by them as a highway during the entire journey since they are found on the nerve between septa and free migration in the coelom has not been observed during the course of these experiments nor, so far as know, has it been reported in the literature. Unless some neoblasts happen to be in the somite at which the body has been cut none appear about the wound immediately. In order to learn how soon after severing the body the neoblasts showed signs of activity worms were killed at different intervals after an operation. In those individualls killed six hours after they had been cut the neoblasts were still in an apparently inactive state and none were about the wound. Twelve hours after the operation the neoblasts attached to the septa seemed to be enlarging slightly in two individuals and in one of these there was a neoblast at the wound, but none was migrating; while in the other individual a neoblast was migrating along the nerve two somites from the end of the body and two were about the wound. Possibly only one of these last two neoblasts had migrated to the wound from another somite since a fully developed neoblast may have happened to be in the injured somite at the time it was cut. It is highly probable that the other neoblast migrated to the injured somite since in normal individuals in somites, which contain neoblasts there is rarely more than one that is developed. Twenty-four hours after severing the body in one individual three neoblasts were at the posterior end of the body and one was migrating; in another individual six neoblasts were about the wound and four were migrating; while in third a specimen thirteen neoblasts were about the wound and one was migrating. Sixty hours after the operation many neoblasts were at the posterior end of the body; the exact number could not be counted but it was greater than in the previous cases. Perhaps not all of these migrated since the number may have been increased by the division of some. No neoblasts were seen migrating at this stage but it must not be gathered from this that migration stops at this time, since in other individuals killed several days after an operation neoblasts were seen migrating and in some worms the regeneration of which had been retarded by the removal of the intestine the neoblasts migrated even three weeks after an operation. In most of the individuals one could see neoblasts of various sizes attached to the septa but in none did the increase in size appear to be rapid and since similar stages are to be found in uninjured worms it is not clear whether or not the injury had any effect in this case. How far from the point at which the animal had been injured the neoblasts were affected could not be determined with certainty. Neoblasts were seen migrating along the nerve as many as seven somites anterior to the wound, but it was not possible to tell how many somites they had already traversed.

Either after they have reached the end of the nerve or during the journey the neoblasts begin to enlarge so that they frequently attain a gigantic size. When once they arrive at their destination they cluster about the nerve cord and later, as their number increases either by division or by the arrival of others, they move laterally from the nerve and also somewhat dorsally, in advanced stages some being present half way to the dorsal side or slightly farther (Fig. 12 and 15). The more peripherial neoblasts attach themselves to the body wall by means of short pseudopodia (Fig. 12). In what may be termed the resting stage on the septa, before migration, the neoblasts are usually in a more flattened condition than is here the case, a greater surface being applied to the septum than is now applied to the body wall. Meanwhile the body wall in the region opposite the neoblasts has elongated so that the nerve which was originally in contact with the cut surface of the body wall is now quite a distance from the end of the body and the neoblasts, which have been actively dividing the while, form a compact mass filling all the ventral half of the coelom posterior to the point where the nerve ends. The mass does not extend quite to the anal opening but stops a short distance in front of it. It is at such stage as this that the line of demarcation between the neoblasts and the ectoderm is most difficult to distinguish (Fig. 13). The neoblasts along the midventral line are not in such an active state of division as are those along the sides and of the latter cells those nearest the posterior end of the body are the largest. These larger cells give rise to the smaller cells which compose the greater part of the mass. Iwanow has suggested that this condition is comparable to the division of the neoblasts i. e. teloblasts in the embryonic stages.

The cells resulting from the division of these neoblasts are spindle shaped and overlap each other thus becoming more or less arranged into a series of approximately parallel columns at right angles to the intestine and the body wall (Fig. 13 and 14). These columns are the primordia of the septa. The formation of the septa proceeds in a antero-posterior direction, the posterior columns being less differentiated than those farther forward. The more anterior columns, keeping pace with the enlarged diameter of the coelom in this region, elongate both by the division and the attenuation of their constituent cells and pari passu with this elongation the columns become separated from each other so that the individual septa can be clearly distinguished (Fig. 14). While this elongation and separation is in progress the septal muscles are also in process of formation. Along the edges of the columns the cytoplasm of the cells loses its granular appearance, becomes more or less homogeneous and has a stronger affinity for eosin. This change gradually extends to other parts of the septum until the muscular tissue has been formed along its entire length. The description just given applies to the formation of septa in the ventral half or two thirds of the coelom. On the dorsal side it is somewhat different, although the material concerned is largely of neoblastic origin as will be set forth in the discussion of the longitudinal musculature. RANDOLPH (92) termed the cells in the dorsal region of the coelom the "dorsal mesoblast". These cells are applied to the dorsal surface of the dorsal blood vessel and also to the surface of the body wall in this region. From both the blood vessel and the body wall the cells send out processes which either meet each other or else, when the space between the body wall and blood vessel is not wide, a single process extends entirely across (Fig. 13).

Probably the very first organs to assume definite form are the longitudinal muscles for, while there is as yet an apparently unorganized group of cells in the coelom one can distinctly see between the base of the neoblasts and the body wall a layer of longitudinal muscle which is extremely thin near the posterior limit of the neoblasts but which becomes thicker as the point of union with the old musculature is approached. These muscles are derived from the comparatively small neoblasts which lie close to the body wall (Fig. 14). The cells destined to form the muscle, except for their size and position, do not at first differ perceptibly from their neighbors. Then they gradually elongate and about the periphery the granular cytoplasm assumes the appearance characteristic of smooth muscle. During this process the nucleus also changes; it becomes smaller, elongates in the longiaxis of the cell, loses the prominent nucleolus and also has a blue color after treatment with hematoxylin and eosin in place of the purplish hue of the neoblasts. The posterior neoblasts give rise to the most posterior of the muscle cells but the more anterior neoblasts form the greater part of the muscle. As noted by other workers the formation of the longitudinal muscles does not occur simultaneously about all parts of the body wall. In the species being considered here and especially in *Tubifex* it appears first as two rather narrow parallel bands, one on each side of the ventral nerve cord or more accurately on each side of the primordia of the ventral nerve cord. These are the ventro-lateral bands (Fig. 15). Somewhat later the dorso-lateral bands appear along the body wall, one each side of the coelom about on a level with the upper surface of the intestine. There appears to be some doubt and divergence of opinion among investigators regarding the origin of these bands.

ABEL (02), who also worked on *Tubifex*, says that »die dorsal gelegenen Teile der longitudinal musculature aus Zellen gebildet zu werden schienen, welche sich hier vom Ectoderm loslösen und in die Leibeshöhle einwandern«. v. WAGNER also holds to this view. Both of these authors as well as HEPKE are of the opinion that the musculature both dorsal and ventral is of ectodermal origin.

What has already been said on a previous page regarding the supposed migration of ectoderm on the ventral side of the coelom indicates that the results here obtained do not agree with this and as for a migration of ectoderm into the coelom on the dorsal side there seems to be still less evidence. The basement membrane of the dorsal ectoderm always remains unbroken, unless injured by accident, and indeed the cell proliferation and enlargement is but slight in this region compared with that on the ventral side so that the basement membrane is only slightly, if at all, disturbed. Certainly no ectoderm enters the coelom and IWANOW (03) seems to be quite right in maintaining that »Aus den Elementen der Wandungen der Cölomsäcke . . . . entstehen verschiedenartig gestaltete Mesodermgebilde, unter denen die Längsmuskulatur der Leibeswand . . . . .«. The »Cölomsäcke« he derives from the neoblasts. An examination of a cross section shows that by the division of the neoblasts smaller cells are formed which move towards the dorsal side (Fig. 15 and 16). They collect at the points where the dorso-lateral bands of longitudinal muscles arise and undoubtedly give rise to these bands. Later others go as far as the mid-dorsal line and there form the longitudinal muscles of this region. There are also certain cells present in the dorsal portion of the coelom which probably do not come from the neoblasts. RANDOLPH was rather uncertain as to the origin of this "dorsal mesoblast". Some divisions which she noticed in the dorsal peritoneum led her to think they might have come from this source. Although such divisions have not been noticed during the course of this work the character of the cells point to such a derivation for some of them. However, much of this dorsal mesoblast appears to come by migration from the neoblasts of the ventral side. Cross sections taken not far from the posterior end of the body show large cells of undoubted neoblastic origin applied to the walls of the dorsal blood vessel and also on the dorsal mesentery and these are evidently in process of migration to the dorsal side. (Fig. 15 and 16). Frequent cell divisions indicate that they give rise to some of the smaller cells found in the dorsal mesoblast, many of which appear to have had such a dervation.

The origin of the circular muscles, particularly in *Tubifex* and *Lumbriculus*, has not yet been agreed upon by investigators. Most workers suppose that these muscles arise from the ectoderm, an opinion that is based partly on inference and partly on actual observation. Bülow was unable to determine whether they arose from the ectoderm or the mesoderm but he considered it most probable that they came from the mesoderm. Hepke (97) in *Nais elinguis* has this to say on the subject. »Die Ringmuskelfasern entstehen gleichfalls aus dem Ectoderm, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, daß einzelne Zellen aus dem Ectoderm in das Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche derselben anlegen und quer zur Längsachse des Tieres in lange Muskelzellen auswachsen.« Abel is of somewhat the same opinion with regard to *Tubifex*, mainly because he saw the circular muscle closely applied to the ectoderm. The chief aim of his paper, however, was not histogenesis. Iwanow (03), who worked on *Lumbriculus*, frankly says, »Meine eignen Untersuchungen führten nicht zur Lösung der Frage über den Ursprung der Ringmuskulatur der Leibeswand«, but in his endeaver to attribute all mesodermal structures to the neoblasts he is inclined to think that the circular muscles come from the somatic layer of the coelomic sacs. What v. Wagner has to offer on the subject is merely that it is »höchstwahrscheinlich« that the circular muscles come from the ectoderm, »nämlich von Elementen, die von den Zellennestern herrührenden subepidermoidalen Zellenschicht (Dermoblasten) gebildet werden«. He too studied *Lumbriculus*. From the quotations given it is seen that the origin of the circular muscles in regenerating oligochaetes is still an open question and a difference of opinion is also evident in the accounts of its embryological origin. Bergh (90) and Vejdovsky (83) think they arise from the ectoderm independently of the mesoblastic bands. Roule believes they come from the mesoblast, and Wilson (89) says that all the mesodermal structures come from the mesoblastic bands. BERGH (*Lumbricus*) maintains that the circular muscles arise from the rows of ectoderm cells outside of the neuroblasts i. e. from WILSON'S "nephridial" and "outer" rows. These rows he terms the »äußere Muskelplatten«. It may be well to quote him, »alle drei Zellreihen bilden eine Platte, die, am lateralen Rande der Neuralplatte beginnend sich eine Strecke lateralwärts erstreckt, als eine tiefere Ectodermschicht von gewöhnlichen Epidermiszellen abgelagert. Im nächst abgebildeten Schnitt . . . sind die Zellen der äußeren Muskelplatten bedeutend abgeplattet und sind eine gute Strecke lateralwärts gewuchert; überall bilden sie eine einfache Schicht . . . . Noch weiter lateralwärts verbreitert und noch mehr abgeplattet sind die Elemente der äußeren Muskelplatten im nächsten Querschnittsbild; sie liegen hier als spindelförmig ausgezogene Zellen zwischen der Epidermis und den inneren Muskelplatten, gegen die sie immer durchaus scharf abgegrenzt sind«. He then goes into a more detailed description.

My own observations on *Tubifex* and *Limnodrilus* lead to the conclusion that the circular muscles are regenerated from the ectoderm cells in situ. Aside from the actual process of formation, one of the strongest arguments in favor of the ectodermal origin of the circular muscle is its position with reference to the longitudinal muscles and the order in which the two are formed. The longitudinal muscles are the first to be formed. They can be distinctly seen between the neoblasts and the ectoderm at a point posterior to where the organization of the neoblasts into septa is visible. The circular muscles are first visible at a point much farther toward the anterior end in a region where the mass of neoblasts is already highly organsized, approximately at the level where the ventral nerve cord is being formed (Fig. 14). At this point there is quite a thick band of longitudinal muscles between the neoblasts and the ectoderm. Since the longitudinal muscles are thus present before the circular muscles they form a wall which cuts off all communication between the exterior and the neoblasts, therefore in order for the circular muscles to arise from cells of mesoblastic origin it would be necessary for this material to assume a position between the longitudinal muscles and the ectoderm before the longitudinal muscles were formed. This is highly improbably under the circumstances and has no evidence to support it. No cells leave the mass of neoblasts and assume a position exterior to the longitudinal muscles before these are formed and no cells are at any time found between the longitudinal muscles and the ectoderm. Under these conditions the only possible source from which the circular muscles can arise is the ectoderm. As mentioned before the ectoderm in the septa forming zone is considerably enlarged and the cells are elongated approximately parallel with the transverse axis of the body. Furthermore several of these ectoderm cells may be seen in process of division, the division occurring in such a way that one of the two resulting cells is given off on the side toward the coelom. From these small cells, which thus lie next to the coelom, is formed a great part of the longitudinal muscles. An examination of the figures will show the points at which the various changes occur. Near the posterior end of the ectodermal thickening the cells are merely enlarged (Fig. 13 and 14). Farther toward the anterior end they begin to divide, in almost every case by amitosis, as seen in figures 13 and 15, the latter being a cross section of the body at the level at which the division first occurs. Figure 16 is a cross section still farther anterior and shows several of the small cells; some of them have begun to elongate parallel with the circumference of the body, a change of shape which is still more evident in the next cross section in which the muscular element has already appeared (Fig. 17). The special muscle forming ectoderm cells are most abundant along the lateral portion of the body wall and are chiefly concerned in the formation of muscle at this point, although a few are also present on the dorsal and the ventral side. In addition to these special cells the ordinary ectoderm cells also form muscle fibrils at their basal ends, particularly those cells in the dorsal and the ventral region. This (in a certain sense) double origin of the circular muscles is similar to that described by NUSSBAUM for the Enchytraids in which »eine jede Epidermiszelle in ihrem basalen gegen die Leibeshöhle gerichteten Abschnitte Muskelfibrillen produziert . . . . Zum Teile werden sie auch, besonders in späteren Regenerationsperioden, aus speziellen Ectodermzellen gebildet, die gegen die Leibeshöhle wandern«.

The transformation into muscular tissue is best followed in longitudinal sections since in these the various steps can be seen in a single section (Fig. 14). At a level slightly anterior to the point at which the ventral nerve cord is being formed the portion of the ectoderm cells nearest the coelom loses its normal appearance and becomes somewhat homogeneous in character. At first it does not stain readily, in hematoxylin and eosin, but it soon shows an affinity for the eosin and traces of a fibrillar structure are evident; first as an extremely narrow band, at times hard to see, lying just outside of the longitudinal muscles. Later the band increases in width, the ectoderm cells become correspondingly shorter and the ends of the ectoderm cells nearest the coelom assume a serrated appearance. That a cell should simultaneously act as an epidermal cell and a muscle forming cell as well is rather remarkable in animals so highly organized as are those under consideration. It is certainly a most primitive condition and as NUSSBAUM says it reminds one of the conditions found in the coelenterates.

Before leaving this discussion of the normal regenerative phenomena one or two points might be touched upon that have not yet been considered. With regard to the supply of neoblasts which form the various mesodermal organs at the posterior end of a regenerating worm IWANOW is of the opinion that the neoblasts are constantly being renewed while on the other hand RANDOLPH believes that the neoblasts which reach the wound soon after the body has been severed form all the subsequent mesoderm. Neither gives any particular evidence in support of the view held. The results of my own observations are not entirely satisfactory but still they may shed some light on the question. If the supply of neoblasts is constantly being renewed the neoblasts should be migrating as long as the posterior end of the worm continues to grow. In worms of about normal length that were examined no neoblasts were seen migrating although a group of them was at the extreme posterior end of the body. In individuals in which regeneration from the posterior end of the body had not proceeded very far some neoblasts were apparently migrating. It seems probably therefore that neoblasts continue to migrate as long as new mesoderm is being formed. Because neoblasts were not seen to be migrating in the individuals of normal length does not necessarily imply that they entirely cease to migrate in such individuals. So far as we know the species of worm being considered in this paper never cease to add new somites at the posterior end of the body but an individual of the length normally found can be safely assumed to add new somites at a much slower rate than would one which has not yet reached this length and therefore it is probable that in the individual of normal length the demand for neoblasts is not so great as in the other individual and consequently it is also probable that a new neoblast migrates to the posterior end of the body only occasionally.

Various groups of cells under various names have been described by some authors as occurring in both the ectoderm and the neoblasts. In the ectoderm RANDOLPH mentions five "foundations" or groups of cells on each side of the median plane of which the midventral pair form the ventral nerve cord and the others, according to their position, the dorsal and the ventral setae and the lateral-line nerve. JANDA (02) states that four such groups are found on each side of the body in *Rhynchelmis* of which the mid-ventral pair form the ventral nerve cord and the remaining three the setae sacs and the lateral line nerve. IWANOW pays little attention to these groups of cells in *Lumbriculus* except the ventral pair from which he maintains that the nerve cord is formed and v. WAGNER in the same form described the nerve cord as arising from this mid-ventral group of cells. The mid-ventral pair of ectodermal enlargements is the only one I can distinguish and from it the cells which form the nerve cord are derived (Fig. 15). Of course the ectoderm cells are greatly enlarged elsewhere than on the ventral side but any arrangement of the cells into groups was not observed in *Limnodrilus* or *Tubifex* neither does v. WAGNER see much evidence of it in *Lumbriculus*. In addition to the "foundations" in the ectoderm RANDOLPH describes a grouping of the neoblasts. She finds four groups, originally, in *Lumbriculus* but by the fusion of the median groups these four are reduced to three; two lateral groups and one in the medial line. IWANOW mentions only three groups in *Lumbriculus* and in *Limnodrilus* and *Tubifex* there seem to be only the three groups. The median group evidently serves as a source of supply whereby the two lateral groups which are more directly concerned in the formation of new structures are replenished.

The foregoing account of the part played by the neoblasts in the course of normal regeneration at the posterior end of an individual has shown that there is such a close similarity between the neoblasts and certain of the ectoderm cells as to cause considerable confusion and lead to erroneous conclusions. A description of the changes in the ectoderm during the absence of the intestine will show a still greater similarly, than that thus far noted between these cells and the neoblasts.

As mentioned in connection with the closure of the wound the ectoderm meets over the aperture, becomes healed and presents an unbroken surface. This is shown in Figure 2. Although the drawing is made from a section at the level of the nerve it represents conditions accurately for all levels so far as the ectoderm is concerned. It will be noticed that the cells are not enlarged either near the nerve or in the more central portion. Later the ectoderm begins to enlarge, not directly opposite the nerve but somewhat dorsally, between it and the central longitudinal axis of the body. Here the cells become columnar and protrude beyond the surrounding cells both basally and distally. An increase in size is also evident in the nucleus and the nucleolus (Fig. 18 and 13). The nucleus of the normal ectodermal cell is approximately round, the chromatin granules are evenly distributed throughout and the nucleolus is merely a small black dot. The first change noticeable is an enlargement of the nucleolus together with a widening of the surrounding clear area, the chromatin being confined to the more peripheral parts of the nucleus. At the stage under consideration the nucleolus has already attained an appreciable size. As yet there is no migration of the enlarged cells but as the changes proceed, division also occurs until finally the cells become so numerous that they can no longer remain in the ectodermal layer and consequently since the body is not elongating they are forced into the coelom.

In a posterior end which regenerates normally the body wall is continually lengthening and the ectoderm cells are being used in the formation of regenerated structures such as the circular muscles and the ventral nerve cord so that the enlarged ectoderm cells do not accumulate in quantities sufficient to force the cells into the coelom. This metamorphosis need not be confined to the scar region alone as is shown in the case of the lateral anal opening (Fig. 21 and 22). Here the enlargement occurs both anterior and posterior to the point at which the intestine touches the entoderm but migration has begun only on the posterior side. The change in the ectoderm does not extend over as great an area at the level at which the intestine touches the body wall but below it, as shown in Figure 22, the change is more prominent.

An advanced condition frequently presents a most remarkable appearance. In one individual in which the ectoderm had thickened so as to protrude beyond the body in the form of a bud all stages in the metamorphosis can be observed and the whole bears a striking resemblance to an ovary (Fig. 19). Cell boundaries are rather indistinct but the nuclei are sharply outlined. Those nuclei nearer the periphery are little larger than normal and proximal to them are others showing various stages of enlargement, those nearer the coelom bearing a striking resemblance to neoblasts, several of which are in the immediate vicinity. The nuclei are approximately spherical and of enormous size, some of them being almost as large as a normal ectoderm cell, the nucleolus alone approaching the size of an ordinary nucleus. The clear area surrounding the nucleolus has increased so greatly as to occupy most of the nucleus, the latter in turn filling the greater part of the cell. In some cases the area over which this change takes place may be considerably larger and the ectoderm about the entire ventral portion of the wound may be actively dividing and migrating into the body cavity.

As the number of cells increases they form a disorganized mass in the coelom which may extend quite a distance toward the anterior end (Fig. 20). In this position their activity does not cease. They continue to divide, as the various stages of division indicate, so that their number is increased both by recruits from the ectoderm and by the division of those already in the mass. After these enlarged ectoderm cells have once reached the coelom and collected in a group it is impossible to distinguish them from the neoblasts. They are similar in the character of the nucleus, cell body and staining reactions and so far as it is possible to judge they are neoblasts.

This remarkable change in the character of the ectoderm cells and the factors which may bring it to pass are at least of great interest and it will be worth while to consider the subject more closely. It is possible that there is a predetermined area in the ectoderm within which this enlargement of cells occurs when the worm is cut in two. The fact that the enlargement always takes place on the ventral side and not far from, usually on both sides of, the nerve cord lends some support to this assumption. It was thought that by keeping individuals in an inverted position several points in question might be settled. If the dorsal side is made to lie lowermost will the character of the ectoderm change on this side? Do the neoblasts lie on the ventral side of the body because kept there by the force of gravity and if they move to the dorsal side will they be found around an area of metamorphosed ectoderm? In an attempt to determine these problems the following experiment was carried out. Several worms were cut in two and the head pieces, from some of which a bit of the intestine had been removed, were placed between two ordinary glass slides. Pieces of cover glass supported the slides sufficiently to prevent them from crushing the worms without, however, allowing the worms to turn over. Only one worm was placed between each set of slides. The space about the worm was filled with water and the slides were held together by a rubber band. Then the slides were inverted so that the ventral side of the worm was uppermost and they were kept in a damp chamber to prevent the evaporation of the water. The worms were kept under these conditions for ten days or two weeks and then sectioned. In none of the individuals had the neoblasts moved to what is normally the dorsal side and in none had the septa begun to form or the ectoderm to change its character on this lower side. The neoblasts were gathered about the end of the nerve on the ventral side, in this case the uppermost side, just as they would have been had the worm not been inverted.

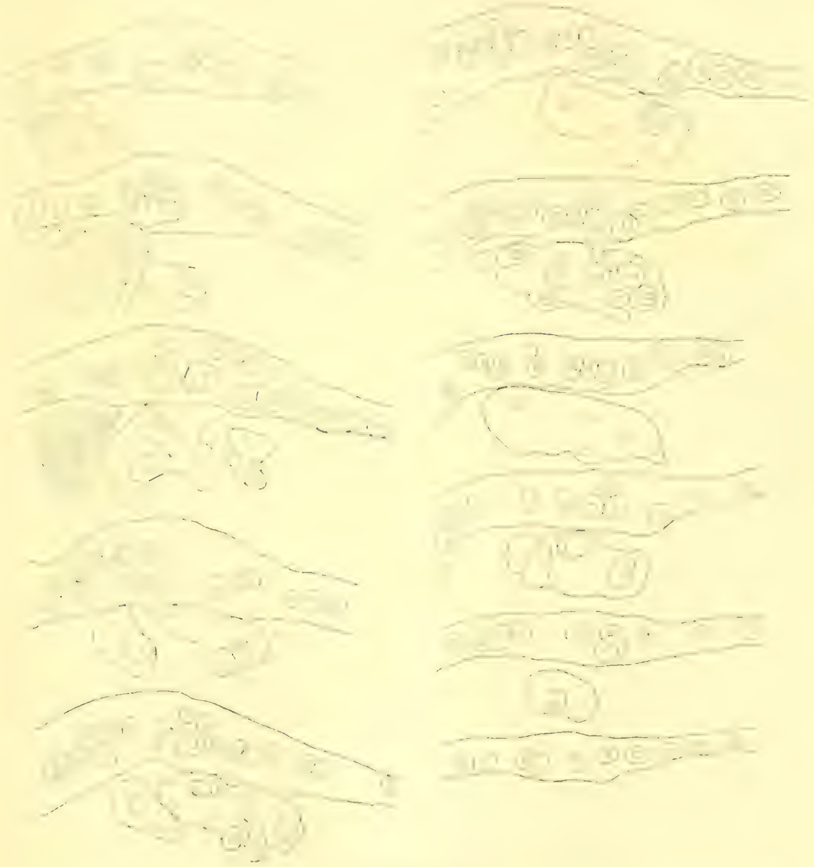
Septa were also being formed in their normal position in those individuals in which the intestine was present and in those from which it had been removed the metamorphosed ectoderm was entering the coelom just as it does when the worm's body is in its normal position. These results show that the presence of the neoblasts on the ventral side of the worm is not controlled by the force of gravity. It is possible that their position depends, to a certain extent, upon the nerve since in cases, not connected with this experiment, in which during the removal of the intestine the nerve had been cut so that it did not reach the end of the body, the neoblasts went no farther than the end of the nerve. The experiment also indicates that the region in which the ectoderm cells become enlarged is not dependent upon the position of the worm's body.

However, even if there be a predetermined area within which the ectoderm may be metamorphosed the exciting cause of the change is still not evident. Among the possible stimuli which may lead to the metamorphosis of the ectoderm must be considered the nerve cord but there is little to support the assumption that it is the cause of this change. If it were, one would expect the enlargement to be centered about the point at which the ventral nerve cord is in contact with the ectoderm. This is not the case either in the normal regeneration or in the abnormal conditions. The change under the latter circumstances is most marked dorsal to the nerve and opposite it the ectoderm is usually not enlarged and never but slightly so. Furthermore in one instance the nerve touched the ectoderm in the normal manner and even after three days there was no enlargement of the ectoderm. No neoblasts were about the ectoderm, in fact there was only one neoblast to be seen and this was along the nerve some distance away (Fig. 2). Neither does the severing of the body and the subsequent meeting of the lacerated surfaces appear to act as the immediate stimulus which causes the ectoderm to enlarge. This is indicated by the instance just cited with reference to the nerve in addition to which similar changes should occur at the anterior end when it is severed if the wound alone is the cause of the transformation. Growth of course takes place at the anterior end and cells from the ectoderm enter the coelom but they undergo no such metamorphosis. Since these changes have been observed repeatedly in the absence of the intestine a stimulus from this source is entirely out of the question. And when the intestine is in contact with the ectoderm the same is true of the intestine as of the nerve, namely that the transformation does not occur in its immediate vicinity.

Wherever an enlargement of the ectoderm occurs it has been found in connection with the neoblasts and what is likewise of significance the ectoderm in this region stains much the same as do the neoblasts. When treated with DELAFIELD's hematoxylin and eosin their cytoplasm has a purplish hue and the same is true of the adjoining ectoderm while that not in the immediate vicinity has the normal bluish tinge. But of course staining reactions are not necessarily of much value. Of greater importance is the difference in the character of the ectoderm when the neoblasts are present and when they are absent. The individuals from which figures 2 and 19 have been taken were both killed three days after the operation. There is a striking difference between the two. In Figure 2 the ectoderm has undergone no change and the neoblasts are not present whereas in Figure 19 the ectoderm has been entirely metamorphosed and the neoblasts are present. A significant fact is that the cells of the transformed ectoderm look like the neoblasts and, indeed, the change is so complete that were these cells seen alone they would be immediately considered neoblasts. In the case of the abnormal anal opening we find that the ectoderm is undergoing the characteristic change and again the neoblasts are present (Fig. 21 and 22). The nerve is apparently not injured and although the intestine is in contact with the body wall it has been shown that neither the nerve nor the intestine have a stimulating influence. The only constant factor discernable is the presence of the neoblasts. Another interesting condition is illustrated in figure 23. The edges of the wound have folded in for quite a distance forming a long, intestine like tube and the nerve has come in contact with it some distance from the end of the body. On one side of the tube the cytoplasm of the cells is normal and the nuclei are not enlarged, but on the opposite side the cytoplasm is changed, and the nuclei are enlarged in the same characteristic manner found elsewhere. The neoblasts are collected along the tube, extending from the nerve for some distance toward the anterior end. They are much elongated and are in contact with the tube at the point at which the cells of the tube have been metamorphosed.

In order to ascertain the exact relation between the neoblasts and the metamorphosed ectoderm cells numerous individuals from which the intestine had been removed were examined and in many cases a series of camera lucida drawings were made of the area affected. One of these is given in the accompanying text figure. An early stage has been selected since the small number of cells simplifies matters and allows the relation to be seen more clearly.

In all cases it was found that the metamorphosed area of ectoderm was centered about the neoblasts. The neoblasts were either in contact with or else in close proximity to the metamorphosed ectoderm cells and of these cells those that most nearly resemble neoblasts were always nearest the neoblasts.



Textfigure 2.

This is a consecutive series of camera lucida drawings showing the relation between the metamorphosed ectoderm cells and the neoblasts. Follow the figures from top to bottom of the left hand column and then from top to bottom of the right hand column. Cell outlines are not shown; only the outlines of the nuclei with their nucleoli are given. The horizontal lines indicate the limits of the ectoderm; the irregular outline beneath the ectoderm shows the limits of the neoblasts. The group of longitudinal lines in the three upper figures of the left hand column represent the nerve.

The objection may be raised that, except in the case of one individual, the evidence adduced has to do only with instances in which neoblasts are found about the metamorphosed ectoderm cells. It is possible that the ectoderm changes its character independently of the neoblasts and that the neoblasts simply gather about the point at which this change occurs. In all early stages examined it was found that the neoblasts appeared about the wound before the ectoderm underwent a transformation, but, of course, that fact does not of necessity disprove that the ectoderm changes its character independently of the neoblasts. However, the exception cited in which no change in the character of the ectoderm cells occured in the absence of the neoblasts is of considerable significance and from the evidence at his command the writer is inclined to think that the neoblasts have some influence in bringing about the changed character of the ectoderm cells in their vicinity. There is no direct evidence as to how this is accomplished but presumably there is a chemical stimulus.

The metamorphosis of the ectoderm cells is evidently part of the process of redifferentiation or rejuvenation which must be undergone before these cells can form new structures. If this change in the character of the ectoderm cells is due to the neoblasts it implies that the neoblasts have a redifferentiating effect upon the cells of the ectoderm. On first thought this may seem rather improbable but nevertheless there is some evidence to support such a view in spite of the somewhat scanty scientific data concerning the redifferentiating influence of one part of the organism upon other parts. The results obtained by SPEMANN and others in transplantation experiments concerning the correlation between the optic cup and lens formation in Amphibia show that an organ may have a reditferentiating effect upon other parts of the body. Of course in these instances the tissues concerned had not reached the adult stage of differentiation. However, in an adult organism certain structures exert what is presumably a chemical influence upon other structures, and, indeed, upon the entire body as for example the influence of the thyroid glands. It is well known that the removal of these glands causes serious disturbances in the organism and that the placing of a portion of a thyroid gland beneath the skin or merely the injection of thyroid extract will restore normal conditions. An instance of substance from an embryo affecting adult structures is shown in the renewed activity of the mammary glands of an adult rabbit due to the injection of an extract from a foetal rabbit. In view of these facts a redifferentiating influence of the neoblasts upon the ectoderm cells is not so improbable as it may at first appear.

B. Anterior End.

The Neoblasts.

The behavior of the neoblasts at the anterior end of the body is interesting. As mentioned in another part of this paper it has been observed that the neoblasts do not take part in regeneration at the anterior end, a condition which might be explained in several ways. In *Tubifex* and *Limnodrilus* no neoblasts are present in the uninjured worm anterior to the 10th somite and since these worms do not regenerate at the anterior end posterior to about the 8th somite one could suppose that the absence of neoblasts in the case of anterior regeneration is due to their absence from this region under normal conditions. But in the case of regeneration from the posterior end neoblasts migrate to the regenerating region from other segments and thus the question arises, are the neoblasts absent from a regenerating surface at the anterior end because they can not migrate in an anterior direction or because a wound which exposes an anterior end of a piece does not stimulate the neoblasts or for both of these reasons? The 20th somite is at a level at which neoblasts appear at a posterior regenerating surface and take part in the formation of new tissue, therefore their behavior with regard to an anterior cut surface at this level may throw some light on the problems just stated. In the instances already described in which the intestine was removed from the anterior end neoblasts were sometimes present in the region affected. There were rarely more than two or three and usually only one or two neoblasts. They were generally in the network of muscle and peritoneal cells and never in contact with or very close to the ectoderm. In one or two instances a neoblast was along the nerve in the somite immediately posterior to the wounded one and it was evidently in process of migration toward the anterior end. Occasionally also, either in the injured somite or in the one adjoining it, neoblasts were found attached to the septa in their normal resting position and apparently inactive. The individuals upon which these observations were made were all killed three weeks or more after the operation so that the failure of the neoblasts to act as they do at the posterior end could hardly have been due to lack of time. Thus it is seen that even when neoblasts are present in the injured somite they take no part in the formation of new tissue. As noted before the same is said to be true of *Lumbriculus* in which form, with the exception of the extreme posterior levels, anterior regeneration occurs at any level; neoblasts are at times present in the somite in which anterior regeneration is occurring but still they take no part in the formation of new tissue. Thus the mere fact of the presence or absence of neoblasts in the somites concerned when the individual is uninjured has evidently no influence on whether or not they take part in the anterior regeneration. However, the fact that neoblasts may be wandering about in the injured somite or migrating along the nerve indicates that when an individual's body is severed so as to expose an anterior cut surface neoblasts may leave their places of rest and are able to migrate toward the anterior end of the body. Nevertheless, the fact that so few neoblasts were observed in this more or less active state and even these in only about fifty per cent of the cases, demonstrates that the stimulus to activity, when an anterior cut surface is exposed, is neither so great nor so constant as when the surface is at the posterior end of a piece.

Other Structures including the Mesoderm.

There is not much to be said, aside from what has been told concerning the neoblasts, with regard to the internal condition of those individuals from which a bit of the intestine was removed at the 20th somite since in *Tubifex* and *Limnodrilus* regeneration did not take place from the anterior end at the level of the 20th somite. The cut end of the intestine healed but did not regenerate. The mesoderm, especially the musculature of the body wall, was in much the same condition as that at the posterior end of pieces from which the intestine had been removed. The muscle fibers became loose and wandered out into the coelom where together with the connective tissue and the peritoneal cells they formed a dense mass of irregularly interlaced cells.

Because MORGAN's description of the internal conditions in the anterior intestineless tongues of *Lumbricus* is so short and his figure not as detailed as it might be it may not be amiss to give the matter some attention here. Microscopically it is seen still more clearly than macroscopically that there is a great difference between the abnormal growth and that normally regenerated. The normal growth arises from the entire cut surface, its walls being a direct continuation of the old body walls and tapering gradually toward the anterior end, in addition to which the circular and the longitudinal muscles are well developed. In the abnormal growth the tongue of new tissue is hardly more than a shell of epidermis lined with a thin layer of muscle fibers. The wall of the tongue is composed chiefly of columnar epidermis cells similar to those found elsewhere in the body wall and lining this is a thin layer of muscle not clearly differentiated into circular and longitudinal fibers (Fig. 24). From MORGAN'S description one would gather that both are distinguishable in his specimens, though his drawing does not indicate them clearly. My specimens were killed 34 to 38 days after the operation and although MORGAN does not state the age of his specimens they may have been kept longer, thus allowing the differentiation to occur. What might be considered stomadaeal invaginations of the body wall occured occasionally. In the section from which Figure 24 was made a deep lateral infolding of the wall took place near the base of the tongue but this can hardly be looked upon as a stomadaeum since these invaginations were found near the tip of the tongue.

In the cavity itself the most prominent structure is the large mass of nervous tissue which almost fills the basal portion of the tongue (Fig. 24). This tissue appears as a direct continuation of the ventral nerve cord and bends dorsally so as to almost touch the dorsal wall of the tongue. As MORGAN suggests, this probably represents both the cerebral and the suboesophageal ganglia, which have become fused owing to the absence of the intestine. The dorsal part of this mass is somewhat enlarged and its cerebral character is indicated by the fact that small nerves spring from its anterior surface and extend through the cavity toward the tip of the tongue probably representing the nerves which run from the cerebrum into the prostomium of normal individuals. Anterior to the nerve cord there is a blood vessel which has widened out into a sinus and the space surrounding this is filled with both connective tissue and muscle fibers that have wandered from the layer applied to the epidermis. This material forms a loose meshwork but there is no indication of an organization into septa.

In this connection it might be well to consider the origin of the mesodermal structures in the regenerated portion at the anterior end of the body. It is a problem, which for some reason has not been so frequently an object of investigation as has the origin of the mesoderm at the posterior end of the body. Some of those who have studied the subject believe that, as in the case of the posterior end, the mesoderm at the anterior end is derived from the ectoderm. Such an origin is described by SEMPER (76) in *Nais*, HEPKE (97) also in *Nais* and V. WAGNER (00) in *Lumbriculus*. However, IWANOW (03) maintains that the secondary mesoderm at the anterior end of *Lumbriculus* is derived from cells which have migrated from the old mesoderm. Since my results with regard to the origin of the mesoderm at the posterior end agree, in the main, with those of IWANOW I thought it important to study its origin at the anterior end. For this purpose both *Tubifex* and *Limnodrilus* were used and also the specimens of *Lumbricus herculeus* already mentioned.

Regarding its origin HEPKE says of the mesoderm »seinen Ursprung allerdings an der Stelle nimmt, wo Ectoderm und Entoderm ineinander übergehen; da aber die Bildungsstätte des Mesoderms doch noch in einer Zellenregion liegt, deren Elemente ihrem Aussehen nach ausgesprochen ectodermalen Charakter tragen, so sehe ich mich veranlaßt, das Mesoderm als einen Abkömmling des Ectoderms aufzufassen«. From the latter portion of this statement it would seen that HEPKE rests his conclusions mainly upon a similarity in appearance between ectoderm and mesoderm cells. v. WAGNER, who likewise maintains that the mesoderm is formed from the ectoderm, described what he terms »Reparationszellen«. These come from the ectoderm and their »Protplasmaleib ist stets mehr oder weniger granuliert, der Kern groß, rund oder gestreckt, hell und fast immer mit einem ansehnlichen Kernkörperchen ausgestattet, das sich intensiv färbt«. In addition to being formed at certain centers of proliferation he claims they also enter the coelom singly at other points. Various organs are derived from these cells and among them the mesodermal structures. It is true that there is a proliferation of ectoderm cells which migrate out into the coelom but they do not have a great variety of forms and, so far as I was able to observe, they form only the ventral nerve cord, oesophageal commissure and cerebral ganglia and do not wander about in the coelom (Fig. 25). The proliferation of the cells is at first abundant on both sides of the midventral line and then gradually progresses around the body toward the dorsal side where the two lateral bands of proliferation meet at a point corresponding to the future position of the cerebral ganglia. This practically agrees with the description given by HEPKE (91), v. WAGNER (02) and IWANOW (03). About these neural primordia and also for some distance posterior to them the coelom is filled with numerous cells of a great variety of shapes, some are round, the edges of others have a tattered appearance but most of them are or less spindle shaped. The nucleus is large and round with a distinct nucleolus. The cytoplasm is granular, but does not stain readily with hematoxylin and eosin. These cells are not of ectodermal origin but come from the disintegration of the old mesodermal elements present in the worm, especially the musculature and the peritoneum, and they form the mesodermal structures of the regenerating portion. Perhaps v. Wagner included these among his »Reparationszellen«, particulary since, as he says, »dieselben . . . bieten, wenn sie aus dem Epithel auswandern, die mannigfaltigsten Formen dar«. The »Granulationsgewebe« of which Rievel speaks in *Nais* is probably also represented by these cells. According to him the »Granulationsgewebe« comes from the »vorhandenen Mesenchymelementen« and forms some of the mesodermal structures.

By examining individuals killed at successive intervals after an operation one can easily follow the steps in the redifferentiation of the old mesoderm into the mesoderm of the new part. I studied specimens of *Limnodrilus* and *Tubifex* killed two, five, seven, twelve and twenty-one days, respectively, after the operation and gave my attention mainly to the development of the musculature in the body wall. Up to the fifth day after the operation practically no new mesoderm had been formed, the changes which occured consisting chiefly in the disintegration of the old mesoderm. The free cut edges of the body wall musculature fray out, so to speak, much as they do at the posterior end of an individual from which some of the intestine has been removed (Fig. 25 and 26). In the forms under consideration the muscle fibers are long and spindle shaped. When set free by the disintegration of the muscles these cells gradually lost the contractile substance. They wander about freely in the coelom, the general direction of the movement being toward the anterior end of the worm. In this way the coelom of this region is soon occupied by numerous more or less spindle shaped cells with a slightly granular cytoplasm and large nucleus containing a deeply staining nucleolus. In all probability, peritoneal cells and connective tissue cells are also mingled with these wandering muscle cells. In the confused state of the cells at this time it is frequently hard to distinguish between the various types. In addition to the migration of cells the mass of cells in the coelom is also increased by the mitotic division of those already present. In *Lumbricus hercculeus* a somewhat similar condition was found. The specimens examined were not used primarily to follow the changes of the mesoderm and consequently when they were killed these changes were in an advanced state, still it was possible to see that the process in this form does not differ essentially from that found in *Limnodrilus* and *Tubifex*. The usually compact fibers of the musculature of the body wall were loosely knit together in the neighborhood of the new growth and where the tongue of new tissue joined the older portion of the body the fibers converged and individual fibers became detached to migrate along the wall into the new portion. Some also wandered freely in the coelom. In Figure 24 a transverse strand of such fibers together with some connective tissue extend across the base of the tongue. Towards the anterior end of the body the layer of fibers along the wall becomes thinner and at the tip only a few are present.

The growth in length of the body of *Tubifex* proceeds very slowly and consequently the formation of the new musculature is not rapid. The rate of growth varies, of course, with the level at which the worm has been cut. About five days after the operation when the regenerating portion of the nervous system has assumed definite shape and the body wall has begun to elongate the new musculature begins to form. Beginning with the portion nearest to the old tissue some of the spindle shaped cells become arranged lengthwise, parallel with the longitudinal axis of the body, along the inner surface of the new ectoderm; at first they are arranged rather loosely, later more compactly (Fig. 25 and 26). Upon the border of the cells thus arranged the contractile substance again begins to appear and all the cells are finally knit together in a compact mass of muscle (Fig. 27). As development proceeds other cells are added to those originally present until the normal thickness of the muscular coat is attained. The muscles lining the prostomium are the last to form. In specimens killed three weeks after the operation the musculature of this region was still in a very undeveloped state.

What has thus far been said applies only to the formation of the longitudinal muscles. As at the posterior end, the circular muscles are formed from the basal ends of the ectoderm cells, which remain in situ, by a redifferentiation of the cytoplasm into contractile substance. This change occurs after the longitudinal muscles have begun to form and proceeds from the old portion toward the anterior end of the body (Fig. 26 and 27). A splitting off of special cells from the ectoderm, as described in the formation of the circular muscle at the posterior end, was not observed at the anterior end. Hepke and v. Wagner also found the circular muscles to be formed from the ectoderm but they maintained that the ectoderm cells first enter the coelom and then become arranged about the sides of the coelom before forming the muscle. As stated before a migration of the ectoderm into the coelom was not found by the writer. Even if we assume that the wandering mesoderm cells from the old portion of the body represent what these authors supposed to be cells derived from the ectoderm it does not change matters so far as the forms being considered in this paper are concerned, since none of them were seen being transformed into circular muscle. Iwanow does not pay particular attention to the circular muscle but the general impression conveyed by his account is that he considers all the new mesodermal structures to be formed from the mesodermal elements already present. In addition to the evidence afforded by his observations Iwanow argues that the formation of the mesoderm at the anterior end from the ectoderm is improbable on embryological grounds since during the development of the oligochaets (especially *Lumbricus* and *Nais*) there is no indication of a division of the mesodermal plates into an anterior and a posterior primordium, the former to give rise to a certain number of somites and the latter to form all the remaining somites.

When one compares the origin of the organs at the anterior end with that of those at the posterior end it is found that practically the only point of difference is in the origin of the secondary mesodermal structures and that even this difference is one rather of degree than of kind. The majority of investigators are agreed that at both the anterior and the posterior end the nervous system is derived from the ectoderm and that the entoderm is regenerated from the old entoderm. The origin of the mesoderm is likewise believed by many to be the same at both ends, namely, from the ectoderm. This is partly true in that the origin of the circular muscles is, at both ends, in the ectoderm. With regard to the secondary mesoderm an increasing number of authors, beginning with Randolph, has found that at the posterior end it is derived from the neoblasts, which are reserve mesodermal cells of embryonic nature. Rievel thought there were indications that the mesoderm at the anterior end is derived from the old mesoderm and the evidence adduced by Iwanow and myself leads one to the conclusion that the secondary mesoderm at the anterior end of the body is actually derived from the old mesoderm. Thus at the anterior end the new secondary mesoderm by a process of redifferentiation is the product of the mesoderm already present while at the posterior end it is also a product of the mesoderm already present not, however, by a process of redifferentiation but by the renewed activity of embryonic mesoderm, which has been in a state of retarded activity.

Summary.

1) This paper deals with phenomena of regeneration in *Limnodrilus*, *Tubifex*, *Lumbriculus* and *Lumbricus*.

2) *Limnodrilus* does not regenerate a head when more than seven somites have been removed. An interesting point brought out is the small amount of new tissue regenerated at the anterior end. No individual replaced more than one and a half segments which was the case when the first three somites were removed and the entire amount removed was regenerated only when the first somite alone had been cut off.

3) Although lack of movements proper to the head end may prevent the worm (*Limnodrilus*) from burrowing when the anterior segments have been removed posterior to the level at which a head regenerates still it seems probable that it is also in part due to the important fact that the bluntness of the anterior end in this region prevents the worm from cleaving its way into the mud.

4) For *Limnodrilus* the minimal size of a piece, at different levels within the head forming region capable of regeneration, is as follows. A head piece will not regenerate unless it consists of at least 7 somites. At the level of the second somite the minimal piece is also 7 somites, 2—8. At the level of the third somite it is 5 somites, 3—7. At the level of the fourth somite it is 4—7. At the level of the fifth somite it is 3 somites, 5—7. This is the shortest piece of this worm capable of regenerating at both the anterior and the posterior ends. At the level of the sixth somite the minimal size is 4 somites. At the level of the seventh somite it is also 4 somites and at the level of the eighth somite it is 6 somites.

5) In *Lumbriculus* pieces of the same size from the same level of different individuals do not regenerate the same number of somites at the posterior end in the same length of time (two weeks) nor in a succeeding period of equal length. The same result holds true for *Limnodrilus*.

6) In *Lumbriculus* the minimal size of a piece from the posterior end of the body capable of regenerating is 35 somites while ten somites from the posterior end it is 25 somites. In *Limnodrilus* the last four, consecutive pieces 12—15 somites long, do not regenerate.

7) In *Limnodrilus* and *Tubifex* the presence of the intestine is necessary at the posterior end of the body for regeneration to occur from this point. When a bit of the intestine is removed so that the

intestine does not touch the posterior end of the body wall no regeneration takes place from this point. The posterior end of the intestine which ends free in the coelom regenerates until it comes in contact with the posterior and of the body wall after which regeneration of the entire body begins at this point.

8) In *Tubifex* when a portion of the intestine is removed from the anterior end of an individual at a level posterior to the point at which anterior regeneration of the body wall takes place the anterior end of the intestine will not regenerate.

9) In *Lumbricus hereculeus* when a portion of the intestine is removed from the anterior end, within the region in which a head is formed, so that the intestine does not touch the body wall, the body wall will regenerate a tongue of new tissue in which no alimentary tract is present. The presence of an alimentary tract is therefore probably not necessary for the regeneration of the body wall at the anterior end of *Lumbricus hereculeus*.

10) When the intestine has been removed from the posterior end of *Limnodrilus* and *Tubifex* the wound closes in the same manner as it does under normal circumstances but thereupon the muscle fibrils of the body wall musculature stream out into the coelom and together with peritoneal cells, chlorogogue and connective tissue form a strand which extends from the posterior end of the body wall to the posterior end of the intestine. Somewhat similar strands appear to be formed at other points wherever the continuity of the body wall musculature has been broken.

11) The intestine of *Limnodrilus* and *Tubifex* is regenerated from entoderm alone.

12) When the intestine regenerates independently of the body wall the intestinal musculature is regenerated from the old intestinal musculature. Under the same conditions the chlorogogue is regenerated from the old chlorogogue.

13) A proctodaeum was found to form according to the method described by Abel (02).

14) An abnormal anal opening found in *Tubifex* was probably caused by the entoderm coming in contact with the body wall.

15) No ectoderm enters the coelom to form mesoderm. (*Tubifex* and *Limnodrilus*.)

16) The neoblasts perform no phagocytic function.

17) At the posterior end of the body the secondary mesoderm

i. e. the longitudinal muscles of the body wall, the septa etc., is regenerated from the neoblasts. (*Tubifex* and *Limnodrilus.*)

18) The circular muscles of the body wall are regenerated from the ectoderm cells in situ.

19) When the regeneration of the body wall does not occur in the absence of the intestine the neoblasts do not form mesoderm but collect in an unorganized mass at the posterior end of the body.

20) When, during the absence of the intestine, the regeneration of the body wall at the posterior end of the body does not take place the ectoderm cells that have been metamorphosed into neoblast like cells enter the coelom and together with the neoblasts form a mass of cells in the ventral half of the coelom.

21) Neither the position of the neoblasts nor the area over which the ectoderm cells are metamorphosed is influenced by inverting the position of the worm's body.

22) The neoblasts are always found about the metamorphosed ectoderm cells at the posterior end of the body and it seems probable that the neoblasts have some influence in causing the ectoderm cells in their immediate vicinity to assume a neoblast like character.

23) The neoblasts can migrate toward the anterior end of the body but they do not come in contact with the ectoderm at this point and do not form mesoderm. They are not present at the anterior end of *Tubifex* or *Limnodrilus* at levels from which anterior regeneration occurs. They were not found anterior to the 10th somite under any conditions.

24) The secondary mesoderm at the anterior end of the body is formed from the old mesoderm.

October 30. 1909. Princeton, N. J.

Literature List.

1902. Max Abel, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Diese Zeitschr. Vol. LXXIII. 1903.

1901. C. R. Bardeen, On the Physiology of Planaria maculata with especial Reference to the Phenomena of Regeneration. Am. Journ. of Physiology. Vol. V.

1895. F. E. Beddard, A Monograph of the Order Oligochaeta. London.

1890. R. S. Bergh, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus. Diese Zeitschr. Vol. L.

1898. M. von Bock, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jena. Zeitschr. Naturw. Vol. XXXI.

1883. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Diese Zeitschr. Vol. XXXIX.

1906. C. M. Child, The Relation between Functional Regulation and Form Regulation. Journ. of Exper. Zool. Vol. III. 1906.

1902. H. C. Cowles, Article on the use of Chlorotone in Journ. Applied Micros. and Lab. Methods. Vol. V. No. 11. 1902. p. 2051 ff.

1898. H. Haase, Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystem. Diese Zeitschr. Vol. LXV.

1904. E. H. Harper, Notes on Regulation in Stylaria lacustris. Biol. Bull. Vol. VI.

1897. P. Hepke, Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Diese Zeitschr. Vol. LXIII.

1903. Jan. Hirschler, Studien über Regenerationsvorgänge bei Lepidopteren-Puppen. Anat. Anz. Vol. XIII. 1903.

1903. P. Iwanow, Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Vol. LXXV.

1906. — Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Diese Zeitschr. Vol. LXXXV. 1907.

1902. V. Janda, Über die Regeneration des centr. Nervensystems und Mesoblastes bei Rhynchelmis. SB. Boehm. Ges. Wiss.

1882. J. Kennel, Über Ctenodrilus pardalis. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Vol. V.

1906. J. E. Lane-Claypon & E. H. Starling, An experimental inquiry into the factors that determine the growth and activity of the mammary glands. Proceed. Roy. Soc. London. B. Vol. LXXVII.

1901. F. R. Lillie, Notes on Regeneration and Regulation in Planarians, II. Am. Journ. of Physiol. Vol. VI.

1899. Makoroff, Über die Differenzierung der inneren Organe der in Neubildung begriffenen hinteren Körpersegmente von Oligochäten. Bull. Soc. Anat. Sc. Nat. de l'Univers. de Moscou. Sect. zool. Vol. LXXXVI.

1898. A. Michel, Recherches sur la régénération chez les Annélides. Bull. Sc. France Belgique. Vol. XXXI.

1902. T. H. Morgan, Experimentel Studies of the Internal Factors of Regeneration in the Earthworm. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Vol. XIV.

1908. C. Müller, Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus und Tubifex rivulorum. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Vol. XXVI.

1901. J. Nussbaum, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Regeneration des hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden. Polnisches Arch. f. biolog. und med. Wiss., Lemberg. Vol. I.

1892. H. Randolph, The Regeneration of the Tail in Lumbriculus. Journ. of Morph. Vol. VII.

1896. H. Rievel, Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. Vol. LXII. 1897.

1889. L. Roule. Etudes sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochete limicole marin. Ann. des Sc. Nat. Sér. 7. Vol. VII.

1876. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Vol. III.

1901. H. Spemann. Über Korrelation in der Entwicklung des Auges. Verh. Anat. Ges. Vol. XIX.

1883. F. Vejdovský. System und Morphologie der Oligochäten. Prag.

1888—92. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.

1900. F. von Wagner. Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. I. Teil. Zool. Jahrb. (Anat.). Vol. ~~XXII~~. XIII

1906. — Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. II. Teil. Zool. Jahrb. (Anat.). Vol. XXII.

1889. E. B. Wilson, The Embryology of the Earthworm. Journ. of Morph. Vol. III.

1883 Graf M. Zeppelin, Über den Bau und die Teilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos. nov. spec. Diese Zeitschr. Vol. XXXIX.

Explanation of Figures.

Abbreviations:

bl.v., blood vessel;
c.a., clear area of nucleus;
c.g., cerebral ganglia;
chl., chlorogogue;
cm., circular muscle;
cm.c., circular muscle cell;
cy., cytoplasm;
ect., ectoderm;
i.mus., intestinal muscle;
int., intestine;
lm., longitudinal muscle;
lm.c., longitudinal muscle cell;
m., mouth;
m.c., metamorphosed cells;
m.ect., metamorphosed ectoderm;
mis.c., miscellaneous cells;
mn.c., migrating neoblast cells;
m.pn., muscle and peritoneal cells;
ms., mesoderm;
ms.c., mesodermal cell;
mus., muscle;
ncl., nucleus;
ncls., nucleolus;
ne., neoblast;
ne.c., neoblastic cell;
ne.ect., neoblasts and ectoderm;
nv., nerve;
pm., peritoneum;
pr.c., primordium of cerebrum;
pr.nv., primordia of ventral nerve;
stm., septum;
spm., pseudoproctodaeum;
st., strand;
st.c., strand cells;
v.lm., ventrolateral bands of longitudinal muscle.

Except where otherwise stated the figures are taken from sections of *Tubifex.* Most of the figures are drawings made with the aid of an Abbe camera lucida and Zeiss oculars and objectives. Where stipling has been used to show differences in the character of the ectoderm cells the limits of the changed area have been made more abrupt than is really the case. The change is most marked in the stippled area. In a few cases photographs were made of sections which could not be otherwise reproduced with sufficient accuracy. The magnification of each figure is given in terms of the ocular and objective used. The figures have been reduced two thirds.

Plate XII—XIV.

Fig. 1. Indicates conditions almost immediately after the intestine has been drawn out of the posterior and of the body. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 2. This figure serves the double purpose of showing the posterior end of the body after the ectoderm has grown over the wound and also the appearance of the ectoderm in the scar region when no neoblasts are near it. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 3. Photograph of the strand which is formed at the posterior end of body after the intestine has been removed. Zeiss oc. 0, ob. 0.

Fig. 4. Photograph of a diagonal strand extending from the posterior end of the body to a more anterior point in the side of the body wall. Zeiss oc. 0, ob. 0.

Fig. 5. The posterior end of an intestine which was cut off at the 10th somite but did not regenerate. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 6. The beginning of regeneration at the posterior end of an intestine. A strand of muscle fibers is also shown projecting into the coelom. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 7. A more advanced stage in the regeneration of the intestine. The regeneration of the intestinal musculature is also indicated and a pseudoproctodaeum is likewise shown. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 8. Shows the migration of the chlorogogue to the regenerated portion of the intestine. Only one side of the body has been drawn. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 9. Two neoblasts with amoeboid pseudopodia. Zeiss oc. 3, ob. 2 mm oil immersion.

Fig. 10. Neoblasts migrating along the nerve to the wound at the posterior end of the body. The arrow shows the direction of the migration. Zeiss oc. 3, ob. D.

Fig. 11. Neoblast in „resting“ condition attached to a septum.

Fig. 12. A group of neoblasts at the posterior end of the nerve cord before septa have begun to form. The ectoderm opposite the neoblasts is just beginning to change its character. Zeiss oc. 2, ob. 2mm oil imm.

Fig. 13. Shows the great similarity between the neoblasts and the metamorphosed ectoderm cells. The section is taken in such a plane (a short distance to one side of the median longitudinal axis of the body) as to make it appear as tho the ectoderm cells were entering the coelom. Zeiss oc. 2, 2mm oil imm.

Fig. 14. Illustrates the formation of septa from the neoblasts. The smaller, basally situated neoblasts are forming longitudinal muscle. Opposite the neoblasts are some ectoderm cells which will later form circular muscle. Farther toward the anterior end about opposite the longest septum the circular muscle fibers are beginning to form at the bases of the ectoderm cells. Zeiss oc. 2, 2mm oil imm.

Fig. 15. Cross section of the body taken near the posterior end. Shows similarity between metamorphosed ectoderm cells and the neoblasts. Along the sides the ectoderm cells are dividing to form circular muscle. Zeiss oc. 2, ob. 2 mm oil imm.

Fig. 16. Cross section of body taken farther forward than was fig. 15. Circular muscle cells of ectoderm in position but fibrils not yet formed. Zeiss oc. 2, ob. 2 mm oil imm.

Fig. 17. Cross section of the body taken farther forward than was fig. 16. Circular muscle fibrils present. ZEISS oc. 2, ob. 2 mm oil imm.

Fig. 18. Shows character of the ectoderm cells over the scar region at the posterior end of the body about 36 hrs, after the operation when the neoblasts are present. Longisection. ZEISS oc. 3, ob. D.

Fig. 19. Longisection of a worm killed three days after the operation. Posterior end of the body. ZEISS oc. 3, ob. D.

Fig. 20. Advanced stage in the metamorphosis of the ectoderm over the scar region at the posterior end of the body, after removal of the intestine. Longisection. ZEISS oc. 3, ob. D.

Fig. 21. Lateral anal opening is being formed. Metamorphosed ectoderm on the posterior side of the invagination is entering the coelom. The metamorphosed cells on the anterior side of the invagination are on the periphery of a metamorphosed area which lies beneath the intestine and is shown in the figure 22. Longisection of body. ZEISS oc. 3, ob. D.

Fig. 22. Metamorphosed area of the ectoderm beneath the plane of section shown in figure 21. ZEISS oc. 3, ob. D.

Fig. 23. Deep infolding of the body wall at the posterior end of the body. Metamorphosed cells and neoblasts on one side of the infolding. ZEISS oc. 3, ob. D.

Fig. 24. *Lumbricus*. Longisection of intestineless tongue of regenerated tissue at the anterior end of the body. Photograph.

Fig. 25. Disintegration of the old mesoderm at the anterior end of the body preparatory to forming the mesoderm in the regenerated portion. Longisection. ZEISS oc. 2, 2 mm oil imm.

Fig. 26. A more advanced stage in the formation of the mesoderm at the anterior end of the body. Longisection. ZEISS oc. 2, 2 mm oil imm.

Fig. 27. The process of mesoderm formation at the anterior end of the body almost completed. Longisection. ZEISS oc. 2, 2 mm oil imm.

Untersuchungen über Polychoerus caudatus Mark.

Von

Dr. med. **Leopold Löhner,**
Assistenten am physiologischen Institut der Universität Graz.

(Aus dem zoolog.-zootom. Institut der Universität Graz.)

Mit 1 Figur im Text und Tafel XV—XVII.

Inhalt.

Seite
Einleitung 451
Systematische Stellung 452
Exterieurbeschreibung 453
    Gestalt 453
    Färbung 454
    Körperanhänge 455
Anatomie und Histologie 459
    Integument 459
    Drüsen 460
    Muskulatur 462
    Excretionsprodukte 462
    Mund und Pharynx 463
    Parenchym 464
    Nervensystem 475
    Sinnesorgane 484
    Geschlechtsapparat 485
Beiträge zur Entwicklungsgeschichte 500
Biologische Bemerkungen 501
Literaturverzeichnis 502
Erklärungen der Abbildungen 503

Polychoerus caudatus wurde zuerst von Edward Laurens Mark im Sommer 1889 an den Küsten der Insel Nashon, Massachussets, gefunden und 1892 in der »Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage Rudolf Leuckarts« beschrieben. Die Untersuchungen, die dieser Darstellung zugrunde liegen, verraten eine Fülle ausgezeichneter Beobachtungen, von deren Richtigkeit — so weit wenigstens Wesentliches in

Betracht kommt — ich mich im Verlaufe dieser Arbeit immer und immer wieder überzeugen konnte.

Leider beschränkten sich Marks Untersuchungen nur auf Quetschpräparate; deshalb mußte naturgemäß auf die Deutung mancher histologischer Details, aber auch auf die Sicherstellung einzelner anatomischer Verhältnisse verzichtet werden.

Das Interesse, das dieser durch den Besitz von Germarien und Vitellarien einzig dastehenden Acöle entgegengebracht wurde, erhellt aus ihrer Berücksichtigung in der Literatur. Zwei Namen müssen in erster Linie genannt werden, E. A. Gardiner[1] und A. E. Verrill[2], die sich mit Erfolg bemüht haben, unsre Kenntnisse über *Polychoerus caudatus* zu bereichern; besonders Gardiner hat in zwei ausführlichen Arbeiten wertvolle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und den Eifurchungsprozessen beigebracht.

Trotzdem blieb mehr denn eine Frage ungelöst. So war es, abgesehen vom Parenchym und Centralnervensystem, besonders der Genitalapparat der weiterer, genauer Untersuchungen bedurfte; nicht genügend bekannt waren vornehmlich die Beziehungen zwischen Germar und Vitellar, die mutmaßlichen Wege des wandernden Eies, der Zweck und die Tätigkeit der zahlreichen Bursamundstücke und manches andre, also wohl Gründe genug, eine neue eingehendere Bearbeitung zu rechtfertigen.

Durch die Liebenswürdigkeit meines hochgeschätzten Lehrers, Hofrates Prof. Dr. L. v. Graff, wurde mir aus der von ihm im Sommer 1907 in Woods Hole, Mass. (U. S. A.), gesammelten reichen Acölenausbeute das umfangreiche und vorzüglich konservierte Material von *Polychoerus caudatus* zur Bearbeitung überwiesen, für dessen Überlassung und Zuweisung ich mich zu größtem Danke verbunden fühle. Desgleichen erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. Ludwig Böhmig auch an dieser Stelle für seine, mir im Verlaufe dieser Arbeit zuteil gewordene und in jeder Beziehung weitgehende Unterstützung meinen besten Dank auszusprechen erlaube.

Systematische Stellung.

Graff[3] reiht das bisher durch eine einzige Species bekannte Genus *Polychoerus* Mark seiner II. Acölenfamilie Convolutidae (bis 1905 auch *Aphanostomidae*) ein.

---

[1] Gardiner (5 u. 6). Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das angeschlossene Literaturverzeichnis.

[2] Verrill (21). [3] v. Graff (11), S. 29 und (12), S. 198.

Die von Graff an genannter Stelle aufgestellte Genusdiagnose scheint infolge der neuen Untersuchungen in einigen Punkten einer Abänderung zu bedürfen und wäre folgendermaßen zu formulieren:

Convolutidae mit Germo-Vitellarien und zahlreichen (bis zu 50) chitinösen Bursamundstücken; Stirndrüse fehlend.

Mund ventral, fast in Körpermitte; kurzer Pharynx simplex; Hoden von folliculärem Bau, in zwei seitlichen Feldern angeordnet. Körper dorsoventral abgeplattet. Hinterende in zwei Schwanzlappen ausgezogen, mit 0—5 retractilen Schwanzfäden. Seitenwand beim Schwimmen etwas einschlagbar, nicht aber beim Kriechen.

Die einzige bisher beschriebene Art *Polychoerus caudatus* Mark gehört dem nordamerikanischen Küstengebiet an und wäre wie folgt zu charakterisieren:

Gestalt längsoval, abgeplattet, mit einer dorsalen, buckelartigen Erhebung der Mittelpartie.

Länge des ausgewachsenen Tieres 3—4,5 mm, Breite 1,5—2 mm, Höhe an den dünnen Randpartien und den Körperenden 0,15—0,25 mm, an der Stelle der mächtigsten mittleren Auftreibung bis zu 0,8 mm.

Farbe auf der Dorsalseite ziegelrot bis dunkelorange, am hellsten im Bereiche der dünnen Randzonen, am dunkelsten über der centralen Vorwölbung; hinter der Mitte ein ringförmiger, glänzender Fleck. Ventralseite heller, mehr grüngelb.

Augen fehlen.

Caudalfäden bald fehlend, bald (bis zu 5) vorhanden, retractil, farblos.

Exterieurbeschreibung.

Gestalt.

Die Unterseite des Tieres ist abgeplattet oder schwach konkav; die konvexe Oberseite wölbt sich in ihren centralen Teilen hinter der Mitte zu einer ansehnlichen buckelartigen Erhebung vor, die, in ihren Größenverhältnissen von den aufgenommenen Fraßobjekten und der Entwicklung der weiblichen Gonaden abhängig, das Vier- bis Fünffache des sonstigen Höhendurchmessers erreichen kann.

Das vordere Körperende ist meist breit und abgerundet, das hintere wird durch einen medialen, halbkreisförmigen Ausschnitt in die beiden breiten Caudallappen gespalten. Die Seitenränder verlaufen mehr oder weniger parallel. Im übrigen wird die äußere Gestaltung vielfach von Kontraktionszuständen beeinflußt.

Nach Marks[1] und Verrills[2] Angaben soll der Körper eines schwimmenden Tieres, verglichen mit dem eines kriechenden, länger und gestreckter erscheinen: das Vorderende ist bei jenem mehr zugespitzt, bei diesem gerundet, die durchscheinenden Außenränder sind bei ersterem fast parallel, nur manchmal etwas eingeschlagen, aber nie in dem Umfange, wie man es bei *Convoluta convoluta* (Abildg.) beobachtet, bei dem letzteren hingegen stets vollständig platt.

Häufig zeigen die Außenränder in der Höhe der Mundregion eine sattelförmige Einschnürung. Abgesehen von dieser und den mannigfaltigen, durch die Konservierung bedingten Verzerrungen fallen an manchen Individuen regellos verlaufende und oft außerordentlich tief einschneidende Furchen und Rinnen auf, die wohl auch auf die genannte Ursache zurückgeführt werden können, wenigstens wüßte ich kein andres Moment für ihre Bildung anzuführen. Diese Rinnen, die sich oft durch reichliche Verästelung auszeichnen, erwecken auf Schnittbildern mitunter den Eindruck eines vielfach verzweigten Kanalsystems, das, mit Epithelauskleidung und Bewimperung versehen, mitten durch das Parenchymgewebe und die Hodenfelder sich hinzieht.

Färbung.

Bedingt wird die Farbenwirkung am lebenden Tiere, wie aus der Darstellung Marks[3] hervorgeht, durch die Anwesenheit von Epithelialpigmenten, die, zu kleinen Häufchen oder Flecken nebeneinander angeordnet, in ihrer Gesamtheit den Eindruck eines Mosaiks hervorrufen. Diese Flecke zeigen gewisse Unterschiede, je nachdem sie von der einen oder der andern Art der beiden vorkommenden Pigmente gebildet werden; es sind dies das grüngelbe und das purpurrote Hautpigment, von denen das erstere der gesamten Körperoberfläche zukommt, das letztere dagegen ausschließlich auf die Dorsalseite beschränkt erscheint, deren dunkleren Farbenton es bedingt.

Die einzelnen Pigmentkörperchen sind stäbchenförmige, recht hinfällige Gebilde, in bezug auf deren genauere Beschreibung auf Mark[3] verwiesen sei.

An gleicher Stelle finden sich auch Angaben über annähernd kugelige Epithelialconcremente, die durch Reflexion der auffallenden

---

[1] Mark (17), S. 301.

[2] Verrill (21), S. 131.

[3] Mark (17), S. 302.

Lichtstrahlen, besonders an jungen Individuen, jenen so deutlich hervortretenden, hellleuchtenden Ringfleck auf der Rückenseite hervorrufen.

Das konservierte Material zeigt nach der Aufhellung in der Hauptsache einen gelben Farbenton, der nur über den dickeren Mittelpartien in Braun umschlägt.

Körperanhänge.

Schwanzlappen. Das abgestumpfte Hinterende setzt sich, wie erwähnt, in zwei symmetrisch gelegene, leicht gegen die Mittellinie konvergierende Caudallappen fort, die zwischen sich eine halbkreisförmige Bucht einschließen.

Laut Mark ist die Form dieser Lappen, besonders ihrer Spitzen, von den Tieren intra vitam bis zu einem gewissen Grade willkürlich veränderbar. Bald zeigen ihre Enden gerade nach hinten — ihre Begrenzungslinie ist dann ein sanft geschweifter Bogen —, bald neigen sie sich mehr der Körperachse zu, indem sie sich zu einer zart gekrümmten Spitze verjüngen.

Ob diese Schwanzlappen mit Haftapparaten versehen sind, erscheint mir mehr als zweifelhaft. Saugscheiben fehlen sicher, aber auch für das Vorhandensein von Haftpapillen lassen sich, am konservierten Material wenigstens, durchaus keine Anhaltspunkte gewinnen. Mit Rücksicht auf das Vorkommen solcher Haftpapillen bei den nahe verwandten *Amphiscolops*-Arten und in Anbetracht des Vermögens von *Polychoerus caudatus* sich an einer Unterlage kräftig festzuhalten, kann allerdings die Möglichkeit des Vorhandenseins einzelner Haftpapillen nicht geleugnet werden.

Eine Entscheidung dieser Frage könnte jedoch lediglich durch eingehende Untersuchung lebenden Materiales herbeigeführt werden.

Schwanzfäden. Als einen der auffallendsten Charaktere der vorliegenden Form muß man den Besitz von Caudalfäden bezeichnen, ein Merkmal, dessen Auffälligkeit Mark schon in der Namengebung zum Ausdruck brachte. Diese Schwanzfäden kommen, sofern überhaupt vorhanden, in der Anzahl von einem bis zu fünf vor und inserieren auf der Dorsalseite des hinteren Körperendes, bzw. der Caudallappen, nahe dem Rande. Am häufigsten tritt ein einziger unpaarer Schwanzfaden auf, der dann genau in der Mittellinie entspringt und in den von den beiden Schwanzlappen begrenzten halbkreisförmigen Ausschnitt hineinragt. Er ist derjenige, der sich bei jungen Tieren zuerst vorfindet, oft überhaupt allein vorhanden ist und stets, wenn sich noch weitere Schwanzbildungen hinzugesellen, sich durch besonders kräftige

Entwicklung und Länge auszeichnet. Bei einer Reihe von Tieren kommt zu diesem medialen noch ein Paar von etwas schwächeren, seitlich gelegenen Schwänzchen hinzu, die symmetrisch zur Mittellinie, nahe dem Übergange des Hinterendes in den Innenrand der Caudallappen, entspringen. Treten fünf Schwanzfäden auf, dann gesellt sich den eben beschriebenen noch ein weiteres Paar von recht kleinen und zarten Fädchen hinzu, die, noch weiter peripher gelegen, bereits der Region der Schwanzlappen angehören.

Wie bereits erwähnt, entbehren manche Tiere jedweder Schwanzanhänge, und bei dem mir zur Verfügung stehenden, ziemlich umfangreichen Materiale ist dies recht häufig der Fall. Mögen nun des öfteren zufällige Verstümmelungen vorliegen und mag die Konservierung auch tatsächlich Veranlassung gewesen sein, daß viele dieser Fäden abgestoßen wurden, so geht es doch nicht an, diese Momente ausschließlich für das Fehlen verantwortlich zu machen, zumal ja auch die Abrißstelle sich meist am Schnittpräparat nachweisen läßt, was aber gerade bei sehr vielen Exemplaren nicht möglich war.

Stellt man Vergleiche über die Häufigkeit dieser verschiedenen Möglichkeiten an, so ergibt sich die Tatsache, daß einer größeren Zahl von Individuen Schwanzanhänge zukommen, während die kleinere derselben entbehrt. Unter den ersteren überwiegen wieder bedeutend die mit einem einzigen unpaaren Schwanze versehenen, schon seltener sind solche mit drei, noch seltener solche mit nur zwei Caudalfäden. Diese letztere Kategorie besitzt zwar das erste Paar der seitlichen Caudalfäden, ermangelt aber des centralen unpaaren, vielleicht bedingt durch eine erst erworbene Verstümmelung. Am seltensten scheint die Varietät mit fünf Fäden zu sein, die Verrill[1] anführt, die zu beobachten ich aber keine Gelegenheit hatte, ebensowenig als die wenigstens theoretisch mögliche mit nur vier solchen. Über diese Zahlen hinaus scheinen Schwanzbildungen nicht vorzukommen.

Voll entwickelte Schwanzfäden stellen außerordentlich contractile und sehr bewegliche Gebilde dar, die bei größtmöglicher Entfaltung bis zu 1/4 der Gesamtkörperlänge erreichen, umgekehrt sich aber auch innerhalb einer taschenartigen Vertiefung zu einem kaum noch sichtbaren Wärzchen zusammenziehen können[2]. Die Kontraktionszustände beeinflussen auch die äußeren Formen der Caudalfäden derart, daß sie sich im ausgestreckten Zustande der Cylindergestalt, im kontrahierten mehr der eines Kegels nähern.

---

[1] Verrill (21), S. 131.

[2] Mark (17), S. 301.

Zur Erläuterung der histologischen Verhältnisse diene Fig. 1, die Darstellung eines medianen Längsschnittes durch den großen unpaaren Schwanzfaden in kontrahiertem Zustande.

Nahe dem hinteren Körperpole fällt auf der Dorsalseite eine tiefe, cylindrische Einstülpung (*Ct*) der Körperwand auf, von deren Grund aus der Caudalfaden (*C*) emporstrebt. Diese Einstülpung (*Ct*), die Caudaltasche, hat eine schräge Lage; das blinde rostrade Ende ist der Ventralseite, das offene, caudade der Rückenseite genähert. Ihre Wandung unterscheidet sich durch nichts von der übrigen Körperbekleidung und weist sämtliche Schichten des Integumentes auf; nur der Charakter der Bewimperung erfährt insofern eine Änderung als die Cilien vom zweiten Drittel der Taschenhöhe abwärts kleiner und spärlicher werden und in der unteren Hälfte meist völlig fehlen.

An der Bildung des Schwanzfadens selbst nimmt ein mit dem Randparenchym in Verbindung stehender und in seinem Innern einen Hohlraum (*Cl*) einschließender Parenchymzapfen den hervorragendsten Anteil. Dazu kommt noch eine sämtliche Integumentschichten umfassende Überkleidung, die, eine direkte Fortsetzung des Integumentes der Tasche, sich am Grunde derselben auf den Caudalfaden überschlägt.

Ein wohlentwickelter Cilienbesatz kommt den Caudalfäden in ihrer ganzen Ausdehnung zu; die einzelnen Cilien sind von ansehnlicher Länge und erscheinen am Präparat teilweise miteinander verklebt.

Besondere Bedeutung wird der Cilienentwicklung an den Basalpartien der Fäden beizumessen sein, denn nur dadurch kann einer Ansammlung von Schmutzteilchen am Grunde der Caudaltasche vorgebeugt werden, da dieselbe in diesen Regionen, wohl wegen mechanischer Vorteile beim Vor- und Rückstülpen der Cauda, einer Bewimperung entbehrt.

Die Durchsichtigkeit der Caudalfäden erklärt sich aus dem Mangel jedweder Art von Pigmenten.

Die kräftigen Muskelfasern (*Clm*), die den Caudalfaden seiner ganzen Länge nach durchziehen, gehören vornehmlich dem Hautmuskelschlauche an, doch erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auch Parenchymmuskelzüge in denselben eintreten.

Der auffallende Kernreichtum dürfte wohl nur ein scheinbarer sein, vorgetäuscht durch den Kontraktionszustand des ganzen Gebildes.

Die Mittelpartie des Caudalfilamentes wird von einem kanalähnlichen Hohlraum (*Cl*) eingenommen, der seinerseits mit den Vacuolen und Lückensystemen des Körperparenchyms in Verbindung steht und nach Mark[1] beim lebenden Tier eine klare, farblose Flüssigkeit enthält. Der physiologische Vorgang beim Vorstülpen und Zurückziehen der Caudalfäden dürfte also wohl so gedeutet werden, daß bei der Retraktion aktive Kontraktion sämtlicher Muskelelemente stattfindet. Die Kontraktion der Längsmuskeln bewirkt Verkürzung, die der Ringmuskelfasern eine Verengung des Lumens und damit Auspressung seines flüssigen Inhaltes. Umgekehrt muß die Vorstülpung als ausschließlich passiver Vorgang aufgefaßt werden — passiv natürlich nur mit Rücksicht auf den Caudalfaden —, indem nach vollständiger Erschlaffung der Muskulatur Flüssigkeit aus dem Körper in den Caudalkanal hineingetrieben wird, denn radiäre Muskelzüge, die bei ihrer Kontraktion ansaugend wirken könnten, sind nicht vorhanden.

Bei jungen, halbwüchsigen Tieren erscheinen die Caudalfäden im Verhältnis zur Gesamtkörpergröße bedeutend mächtiger als dies bei erwachsenen der Fall ist (Fig. 2). In diesem Entwicklungsstadium läßt sich auch noch eine andre, befremdende Tatsache feststellen, nämlich die, daß die Caudalfäden, soweit das in ihnen befindliche Parenchym in Betracht kommt, eigentlich als Bildungen der Ventralseite anzusprechen sind, obwohl sie sich auf der Dorsalseite des Körpers vorfinden. Eine relativ sehr lange Caudaltasche durchsetzt in schiefer Richtung beinahe die gesamte Höhendimension und endet erst mitten in der Region des ventralen Randparenchyms. Gewebsverdichtungen und Verbindungen an dieser Stelle lassen die Abstammung und den Zusammenhang des Parenchymzapfens des Caudalfadens mit dem ventralen Randparenchym außer jedem Zweifel erscheinen. Erst im Verlaufe der Entwicklung kommt es durch Dazwischenwuchern von lockerem Gewebe zu einem Abrücken von der Bildungsstätte, so daß man nach den Befunden bei ausgewachsenen Individuen wohl ohne weiteres eine Zugehörigkeit zum dorsalen Randparenchym, oder höchstens zum Centralparenchym, annehmen würde.

Welche Funktion man diesen Schwanzfäden zuschreiben soll, bleibt mehr als zweifelhaft. Mark will in ihnen Sinnesorgane sehen, ohne sich jedoch darüber des näheren zu äußern. Die plötzlichen Gestaltveränderungen nach tactilen Reizen und die eigentümlichen Bewegungen würden dafür sprechen, allein irgendwelche Anhaltspunkte hierfür, wie das Vorhandensein von Sinneszellen oder stärkeren Nerven, ließen sich bei der histologischen Untersuchung nicht finden.

Um als Locomotions- oder Steuerorgane aufgefaßt werden zu können, sind diese Gebilde doch wohl zu klein und zu zart.

---

[1] Mark (17), S. 301.

Anatomie und Histologie.

Das für vorliegende Untersuchungen zur Verfügung stehende Material war in Sublimat konserviert.

Von Färbungen wurden in Anwendung gebracht für Totopräparate Boraxkarmin, für Schnittserien Hämatoxylin-Eosin, Bordeaux-Eisenhämatoxylin und Apáthys Hämatein I A.[1].

Integument.

Das Körperepithel von *Polychoerus caudatus* ist ein sogenanntes »eingesenktes Epithel«, das eine feingranulierte, zusammenhängende Plasmaschicht bildet; Zellgrenzen fehlen (Fig. 5, *ep.*). Die ovalen Kerne von fein granuliertem Aussehen liegen zum größten Teile, vergesellschaftet mit Drüsen- und Randparenchym-Zellkernen, von denen sie oft schwer zu unterscheiden sind, dem Hautmuskelschlauche an und nach innen von demselben. Am klarsten sind dies Verhältnisse in der nächsten Umgebung der Mundöffnung und am Pharyngealrohr zu erkennen.

Interstitielle Zellen fehlen, dagegen unterbrechen Drüsen (Fig. 3, *dr*) mit teils noch vorhandenem, teils schon ausgepreßtem Secret die Plasmaschicht.

Die basalen Auftreibungen der Cilien und die dementsprechend deutlich hervortretenden Linien der Fuß- und Wurzelstücke (Fig. 5, *f*) unterscheiden sich in nichts von denen verwandter Arten. Die Cilien (*ci*) bedecken gleichmäßig den ganzen Körper und lassen eine Anordnung in Reihen oder Bändern, wie sie für *Otocelis rubropunctata* [O. Schm.], *Amphiscolops cinereus* [Graff] und *Convoluta saliens* [Graff] beschrieben wurde[2], nicht erkennen. Ihre Länge beträgt durchschnittlich 4,5—5,5 *μ*, nur im Bereiche des Mundes, der Caudaltaschen und der Genitalöffnungen sind sie erheblich kürzer.

Nach Mark[3] finden sich am lebenden Tiere, besonders am vorderen Körperende, zerstreut und in gewissen Abständen zwischen den Cilien Geißelhaare vor, die die umgebenden Wimpern um ein Beträchtliches überragen und sich von diesen auch durch die eigentümliche Art der Bewegung unterscheiden; an konserviertem Materiale läßt sich ihr Vorhandensein kaum mehr mit Sicherheit feststellen.

---

[1] Apáthy (1), S. 712.

[2] v. Graff (12), S. 1907.

[3] Mark (17), S. 303.

Drüsen.

Schleimdrüsen. Die Schleimdrüsen der Haut (Fig. 3, *dr*) besitzen birnförmige Gestalt; ihre Größe schwankt zwischen 15 und 40 μ und dementsprechend erstrecken sie sich auch verschieden weit in das Körperinnere; meistens liegt die Hauptmasse ihres Leibes im Randparenchym, und nur die größten unter ihnen erreichen die Grenze des Centralparenchyms. Ihre runden oder ovalen Kerne unterscheiden sich nicht wesentlich von denen des Randparenchyms; sie färben sich mit Hämatoxylin intensiv und bieten ein bald mehr homogenes, bald mehr granuliertes Aussehen. Das Färbungsvermögen des Drüsenkörpers, bzw. des Secretes ist, wohl der Ausdruck für verschiedene funktionelle Zustände, veränderlich, aber meistens merkwürdg gering. Bei manchen Drüsen, — ganz abgesehen natürlich von solchen, die ihr Sekret bereits ausgestoßen haben —, verrät ein gerade noch wahrnehmbarer, bläulicher Hauch, daß ein zarter, homogener Inhalt noch vorhanden ist, bei andern tritt außerdem noch ein feinverzweigtes, plasmatisches Netzwerk hervor; wieder andre lassen deutlicher gefärbte, gequollene Schleimkugeln in ihrem Innern erkennen, zum Teil Bilder von Secretbildungs- und Regenerationsstufen, wie sie auch schon anderwärts beobachtet wurden. Während im allgemeinen bei Acölen die Ventralseite reicher mit Drüsen ausgestattet ist als die Dorsalseite, scheint dies bei *Polychoerus caudatus* nicht der Fall zu sein, denn wenn man auch nicht gerade von einem überwiegenden Drüsenreichtum der Dorsalseite sprechen kann, so herrscht hier zumindest größere Regelmäßigkeit in der Anordnung und mehr Gleichmäßigkeit in den Größenverhältnissen. Die Drüsen der Ventralseite sind, abgesehen von vereinzelnten sehr großen, die die der Dorsalseite in dieser Hinsicht bedeutend übertreffen, der Mehrzahl nach recht klein und besonders in der Region der weiblichen Gonaden auch sehr spärlich.

Beim Studium dieser Drüsen leistet die Färbung mit Apáthys[1] Hämateinlösung I A gute Dienste.

Obwohl bei *Polychoerus caudatus*, wie bei andern littoralen Formen mit räuberischer Lebensweise, das Vorhandensein eines **Frontalorgans** (Stirndrüse) zu vermuten war, so findet sich doch ein solches nicht vor. In der Stirnregion trifft man nur kleine Schleimdrüschen mit gesonderten Ausführungsgängen und auch diese nur in bescheidener Anzahl.

---

[1] Apáthy (1), pag. 712.

Ebensowenig ist eine typische Schwanzdrüse ausgebildet.

Eosinophile Drüsen. Recht selten kommen, vorwiegend dem Vorderende und der Dorsalseite angehörend, mittelgroße, birnförmige Drüschen zur Beobachtung, die von kugeligen, eosinophilen Körnchen erfüllt sind. Mitunter sind diese Körnchen nicht scharf umgrenzt, so daß das ganze Bild etwas verschwommen ist, immerhin heben sich aber die Drüsen durch ihre Blaßrosafärbung noch auffallend genug von der Umgebung ab. Diese Drüsen dürfen nicht mit den noch an andrer Stelle zu erwähnenden eosinophilen Schollen verwechselt werden, denen übrigens ein viel intensiveres Färbungsvermögen eigen ist. Jedenfalls bleibt die Feststellung eosinophiler Drüsen für eine Acöle bemerkenswert.

Rhabditen. Von Drüsen mit geformtem Secret kommen einzig und allein Rhabditendrüsen vor. Dieselben enthalten, zu Bündeln vereinigt, Rhabditen, die den Graffschen[1] Typen der keulenförmigen und der spindelförmigen zugerechnet werden dürften. Die einzelnen Rhabditen sind Stäbchen von 16—20 μ Länge und 1 μ Durchmesser und gehören überwiegend dem ersten der genannten Typen an; sie sind an dem der Körperperipherie zugekehrten Ende zugespitzt, an dem andern abgerundet. Viel seltener sind die an beiden Enden verjüngten spindelförmigen. Fast immer liegen die Rhabditenpakete, die am vorderen Körperende und an den Seitenrändern in größter Menge auftreten, normal zur Tangentialebene; ein medianer Längsschnitt trifft sie daher vorwiegend in der Längsrichtung, ein peripherer dagegen, durch den Seitenrand, quer.

Von dem Rhabditenreichtum, den Mark[2] am lebenden Tiere beobachtete, läßt sich am konservierten Materiale nicht mehr viel wahrnehmen, und es gilt hier das gleiche, was Graff[3] an *Amphiscolops langerhansi* [Graff] über Sublimatkonservierung feststellte, daß, abgesehen von der Ausstoßung, die Rhabditenpakete zu Schleimklumpen aufquellen oder innerhalb der Drüsen zusammenbacken. Am besten erhalten zeigen sich demgemäß die relativ am tiefsten in das Parenchym eingebetteten Pakete. Immerhin lassen sich aber auch bei einzelnen Individuen am Vorderende zwischen den Cilien vereinzelte gequollene und mit Hämatoxylin ziemlich intensiv sich färbende Rhabditen wahrnehmen, die eben ausgestoßen werden.

Andre drüsige Gebilde wie Sagittocysten, flaschenförmige Drüsen und Giftorgane gelangten nicht zur Beobachtung.

---

[1] v. Graff (8), S. 52.

[2] Mark (17), S. 302.

[3] v. Graff (10), S. 234 und (12), S. 1915.

Hautmuskelschlauch.

Der Hautmuskelschlauch, bestehend aus Ring-, Diagonal- und Längsfaserschichten, zeigt die bei Acölen gewöhnlich herrschende Anordnung. Die äußere Ringmuskulatur (Fig. 5, *rm*) ist nur in einer Faserlage vorhanden, und ihre Elemente sind, besonders auf der Ventralseite, sehr dicht gelagert. Die innerste, ebenfalls einfache Längsfaserschicht (*lm*) verfügt über die stärksten und dicksten Fasern und läßt dieselben in ziemlich bedeutenden Zwischenräumen aufeinander folgen. Die mittlere, aus zwei schief gekreuzten Faserlagen zusammengesetzte Diagonalmuskelschicht besteht aus schwachen, zarten Fäserchen, die auf Längs- und Querschnitten oft kaum zwischen den andern beiden Muskellagen mit Sicherheit erkannt werden können. Bessere Bilder liefern Flächenschnitte, besonders solche, die mit Eisenhämatoxylin oder APÁTHYS Hämatein gefärbt sind.

Anhaltspunkte für das Vorhandensein einer besonderen bindegewebigen Hülle um die Muskelfasern, wie sie DELAGE[1] beschreibt, lassen sich absolut nicht finden.

An die Längsfaserschicht treten vereinzelte Fasern der ziemlich schwach entwickelten Parenchymmuskulatur (*pm*) heran, um sich in ihr zu verlieren. Nennenswerte Verstärkungszüge im Seitenrande, wie sie bei *Convoluta sordida* Graff[2] beschrieben werden, kommen nicht vor.

Excretionsprodukte.

Die excretorische Tätigkeit scheint hier, wie bei allen Acölen, soweit sich dies heute beurteilen läßt, nicht an bestimmt differenzierte Organe gebunden, sondern ein Gemeingut aller Parenchymzellen zu sein.

Als Endprodukt dieser zellulären Stoffwechseltätigkeit dürften kleine kugelige Concremente angesprochen werden, die durch das ganze Körpergewebe zerstreut, in wechselnden Mengen beobachtet wurden. Diese Concremente zeigen Kugelgestalt und erreichen eine Größe von höchstens 1—2,4 μ.

Im durchfallenden Lichte besitzen sie einen durchscheinend braungelben Farbenton, bei Untersuchung im Polarisationsmikroskop erweisen sie sich als isotrop und monochroistisch. Gegen Jodbehandlung zeigen sie sich resistent.

Die reichsten Anhäufungen derselben finden sich über den Dotterstöcken, die auf Schnitten mitunter wie von einem Gürtel derartiger

---

[1] DELAGE (4), S. 142.

[2] v. GRAFF (12), S. 1917.

Körnchen überzogen erscheinen, aber auch sonst sind sie fast überall im Körper zerstreut, wir treffen sie im Centralparenchym sowohl, als auch im Körperintegument an.

Ob diese Concrementbildung aber nicht vielleicht als eine postmortale Erscheinung aufzufassen ist und ob der ganze Prozeß von der Excretion dieser Stoffwechselprodukte aus den Zellen bis zur endgültigen Ausstoßung aus dem Körper des Individuums nicht in gelöstem Zustande vor sich geht, das bleibe dahingestellt.

Außerdem treten ab und zu sowohl im Bereiche des Rand- als auch des Centralparenchyms eosinophile Schollen auf, unregelmäßig geformte Gebilde, die keinerlei Struktur erkennen lassen und wohl als Abbauprodukte der Nahrung angesprochen werden dürfen. Auf Grund ihres Tinktionsvermögens wird man kaum fehlgehen, in ihnen, im Gegensatz zu ähnlichgeformten mucinhaltigen Bildungen, eiweißhaltige oder ähnliche Verbindungen zu vermuten.

Mund und Pharynx.

Die Mundöffnung ist auf der Ventralseite, so ziemlich in der Mitte des Körpers, gelegen. Ihre Begrenzungslinie ist kreisförmig bis querelliptisch und während des Lebens infolge weitgehender Ausdehnungsmöglichkeit mannigfachen Veränderungen unterworfen. Ermöglicht wird dieser Formenwechsel durch die Kontraktionen der Fasern des Hautmuskelschlauches. Verbindungen mit ausstrahlenden Parenchymmuskelzügen, die bei muskelkräftigen Arten einen wesentlichen Einfluß auf die Gestaltsveränderungen sowohl des Mundes, als auch des Pharyngealrohres nehmen, fehlen dagegen völlig.

Im übrigen sind die Mundmuskeln, wenn man überhaupt von solchen sprechen will, bei *Polychoerus caudatus* recht schwach ausgebildet, das gleiche gilt auch für die des Pharynx.

Nach Mark[1] sollen sich in nächster Umgebung des Mundes große, gelbe Pigmentstäbchen in sternförmiger Anordnung besonders reichlich vorfinden.

Der Pharynx erweist sich als einfache Einstülpung und direkte Fortsetzung des äußern Integumentes in das Parenchym und muß demgemäß als Pharynx simplex bezeichnet werden. Er ist verhältnismäßig kurz, aber nicht wie gewöhnlich cylindrisch, sondern seine Gestalt könnte man viel eher als sanduhrförmig bezeichnen. Knapp hinter seinem Anfange beginnt eine leichte, ansteigende Verengung, daran schließt sich ein kurzes röhrenförmiges Mittelstück, daß dann seinerseits beim Übergang in das Centralparenchym einer trichterförmigen Erweiterung Platz macht. In diesem Endtrichter erreicht das Pharynxlumen seine größte Ausdehnung, und seine Weitung übertrifft hier nicht nur die jeder andern Stelle des Pharyngealrohres, sondern sogar die des Mundes. Komplikationen, wie etwa das Auftreten eines verengenden Diaphragmas vor der Einsenkung des Mundrandes zum Pharynx, wie es bei *Aphanostoma diversicolor* Örst.[1] beobachtet wird, liegen nicht vor.

---

[1] Mark (17), S. 304.

Das Epithel des Integumentes geht ohne wahrnehmbare Veränderung auf den Pharynx über und erfährt erst über der Pharynxmitte eine allmähliche Abplattung; die Cilien sind in dieser Partie zwar schütterer gestellt, aber nicht nennenswert kürzer.

Die Muskulatur des Pharynx ist, wie bereits erwähnt, wenig entwickelt, das Gegenteil gilt von den birnförmigen Pharyngealdrüsen, die ganz den Typus von kleineren Integumentschleimdrüsen besitzen und diesen wohl auch als homologe Bildungen gleichgestellt werden dürfen. Besonders bei jungen Tieren fällt der Drüsenreichtum auf.

Parenchym.

Die Wichtigkeit, die der Auffassung und Deutung des Acölenparenchyms beigemessen wird, möge es verständlich erscheinen lassen, daß der Beschreibung desselben und den daraus sich ergebenden allgemeinen Bemerkungen etwas mehr Raum zugewiesen wird.

Da für genauere Parenchymstudien nach verschiedenen Methoden konserviertes Material eine schier unerläßliche Vorbedingung darstellt, so mußte ich es lebhaft bedauern, daß mir lediglich in Sublimat fixierte Tiere zur Verfügung standen.

Polychoerus caudatus schließt sich im Bau des Parenchyms insofern den *Haplodiscus*-Arten an, als sich bei ihm auch eine Differenzierung dieses Gewebes in drei Zonen nachweisen läßt. Man kann, wie es BÖHMIG[2] für die *Haplodiscus*-Arten durchführt, ein Rand-, ein Central- und ein Verdauungsparenchym unterscheiden, wobei aber zu beachten ist, daß innerhalb einer jeden dieser drei Zonen nicht unbedeutende strukturelle Verschiedenheiten vorkommen, die, wenn man die Extreme herausgreift, große Abweichungen aufweisen, die aber anderseits auch wieder durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Während das Randparenchym unterhalb des Hautmuskelschlauches allerorts eine geschlossene, allerdings sehr verschieden dicke Schicht bildet und das verdauende Parenchym eine ziemlich scharf umgrenzte Masse in der Mitte des Körpers darstellt, findet sich das Centralparenchym lediglich im Innern des flachen Vorder- und Hinterendes vor. Es umhüllt das Verdauungsparenchym durchaus nicht allseitig, sondern begrenzt es nur an seiner vorderen und hinteren Fläche. An allen übrigen Stellen dagegen wird das Verdauungsparenchym vom Randparenchym berührt.

---

[1] v. GRAFF (9), S. 59.

[2] BÖHMIG (2), S. 8.

Randparenchym.

Auf der Dorsalseite (Fig. 1, r_1p) schließt sich dem Hautmuskelschlauch eine relativ recht dünne und ziemlich kompakte Schicht von feinwabiger, mitunter mehr körniger Struktur an. Vacuolen und Spalträume sind in diesem Gebiete, das die Hauptmasse der Hautdrüsen enthält, selten und klein. Fädige Elemente, so besonders die an den Hautmuskelschlauch herantretenden spärlichen Züge von Parenchymmuskeln erwecken mitunter den Eindruck faseriger Verdichtung innerhalb dieser Schicht (r_1pg), so besonders an der Basis der gleich zu beschreibenden, von hier ihren Ausgangspunkt nehmenden Parenchymzapfen (r_1pz). Zellgrenzen lassen sich in diesem feinwabigen Maschenwerke nicht erkennen; die runden oder ovalen Kerne liegen vornehmlich in den tieferen Schichten dieses Gewebes; sie messen 3,8—6,4 μ, im Mittel 5 μ, färben sich intensiv und erscheinen bald homogen, bald mehr oder weniger deutlich granuliert.

Von dieser Grundschicht aus gehen pfeilerartige Parenchymzüge (r_1pz) gegen das Körperinnere, die zwischen sich ein System von mittelgroßen, meist runden Vacuolen einschließen und sich jenseits derselben wiederum zu einer Grenzschicht gegen das Verdauungs- bzw. Centralparenchym vereinigen (r_1pr). Die Höhe der Vacuolen, wie die Mächtigkeit der erwähnten Grenzschicht (r_1pr) wird von den benachbarten Organen beeinflußt. So finden sich z. B. im Bereiche der Hodenfelder einzelne Follikel (*te*) ganz dicht der Vacuolenkette angelagert, und das dürftige, sie begrenzende Parenchymnetz dient zur Umhüllung und Isolierung dieser Follikel.

So liegen die Dinge auf der Dorsalseite, wesentlich anders jedoch verhält sich das Randparenchym auf der Ventralseite. Auffällig ist hier vor allem die viel bedeutendere Mächtigkeit dieser Parenchymzone (Fig. 3, r_2p), abgesehen von jenem Gebiete, innerhalb dessen es durch die Entwicklung der weiblichen Gonaden zurückgedrängt wird; also gerade entgegengesetzt den Befunden Sabussows[1] an *Haplodiscus*

---

[1] Sabussow (20), S. 361.

ussowii Sabussow, da bei dieser Form, deren Parenchym in gewisser Hinsicht Ähnlichkeit mit dem von *Polychoerus caudatus* zu haben scheint, das Randparenchym auf der Rückenseite die größte Mächtigkeit erreicht.

Weiter fehlt auf der Ventralseite von *Polychoerus caudatus* eine deutliche Sonderung in eine Grund- und Vacuolenschicht. Das ganze Randparenchym ist vielmehr einheitlich gebaut und stellt ein feinwabiges, netzartiges Gewebe mit außerordentlich zahlreichen eingestreuten Kernen dar. »Indifferente Zellen«, und zwar sogenannte »freie Bindegewebszellen« (*bz*) sind im Randparenchym der Dorsalseite höchst spärlich vorhanden, ja scheinen des öfteren völlig zu fehlen, hier dagegen treten sie in ziemlich bedeutender Menge auf. Sie besitzen hier vorwiegend, aber nicht ausschließlich den Charakter von Rundzellen, deren nahezu homogene und gut gefärbte Plasmaleiber sich mit wechselnder Deutlichkeit aus dem sie umgebenden feinblasigen Parenchymreticulum abheben. Die Größen ihrer runden Kerne schwanken zwischen 5 und 6 μ.

Gegen das Körperinnere wird das Maschenwerk lockerer und von kleinen Vacuolen durchbrochen, die sich aber auf der Ventralseite nirgends zu einer regelmäßigen Schicht anordnen. Der Übergang in das verdauende Parenchym sowohl, als auch in das Centralparenchym (Fig. 3) ist allmählich, und so fällt es mitunter schwer, an einer gegebenen Stelle eine scharfe Grenzlinie zu ziehen. Ebenso geht auch das Randparenchym der dorsalen und der ventralen Fläche an den Seitenkanten des Tieres in der Gegend des Randnerven unmerklich ineinander über.

Centralparenchym.

Das Centralparenchym, dessen topographische Lage schon früher angegeben wurde, unterscheidet sich von dem Randparenchym vornehmlich durch die bedeutende Mächtigkeit seiner Vacuolen, die zudem vorwiegend in zwei Reihen, einer dorsalen und einer ventralen, angeordnet sind und voneinander durch eine mäßig dicke Plasmaschicht (Fig. 3, *zph*) getrennt werden.

Stellenweise gleichen die Schnittbilder täuschend jenen, die Sabussow[1] von *Haplodiscus ussowii* Sabussow entwirft: »Wenn wir nun diese (die vom Randparenchym ausgehenden feinen Fortsätze) näher in Augenschein nehmen, so ergibt sich, daß sie sich als feine Linien sowohl von der Rücken- als von der Bauchseite her in ziemlich regelmäßigen

---

[1] Sabussow (20), S. 362.

Abständen voneinander bis gegen die Mitte des Körpers fortsetzen und hier in eine horizontale, unregelmäßige Plasmaschicht eintreten. Ein Teil dieser Linien reicht nur bis zur besagten Plasmaschicht und verschmilzt dort, sich erweiternd, gleichsam damit (Fig. 5, *pm*), ein andrer Teil dagegen durchsetzt die Plasmaschicht und zieht ununterbrochen vom ventralen zum dorsalen Randparenchym hin (Fig. 5, *drm*). Somit erscheint an solchen Schnitten der Binnenraum zwischen Randparenchym und Verdauungsplasmodium in zwei Reihen übereinander gelegener, maschenförmiger Abschnitte geteilt, welche bedeutend höher als breit sind.«

Allerdings ist zu beachten, daß bei *Polychoerus caudatus* stellenweise, besonders der Mitte zu, sich nicht nur eine, sondern zwei solcher horizontaler Plasmaschichten vorfinden, wodurch dann natürlich die Reihe der Vacuolen um eine vermehrt wird, ja weiterhin kann in selteneren Fällen zum Teil jedwede sonst so auffällige, regelmäßige Anordnung der Vacuolen in den Hintergrund treten.

Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß sich im Bereiche des Centralparenchyms Stellen vorfinden, die die Vermutung wahrscheinlich erscheinen lassen, daß hier die Vacuolen des Rand- und des Centralparenchyms zusammengeflossen seien (Fig. 3, Dorsalseite), da die anderwärts (Fig. 4) so deutlich erkennbaren Randvacuolen vollständig fehlen.

Die Vacuolen sind teilweise, allem Anschein nach, von einer außerordentlich zarten, homogenen Substanz erfüllt, die bei der Färbung mit Hämatoxylin-Eosin einen überaus blassen, bläulichen Farbenton annimmt (Fig. 3, V_1), andre dagegen scheinen eines Inhaltes vollständig zu entbehren (V_2).

Die Kerne des Centralparenchyms gleichen vollständig jenen des Randparenchyms, nur sind sie spärlicher als diese und haften teils an den Balken bzw. Lamellen des Parenchymgerüstwerkes, teils liegen sie an den Knotenpunkten des letzteren, häufig noch umgeben von einem Plasmahofe, dem nicht zu fädigen Fortsätzen ausgezogenen Teile des Zellkörpers (zpz_1).

Sabussows Auffassung von der intracellulären Vacuolenbildung kann ich, soweit *Polychoerus caudatus* in Betracht kommt, nicht beipflichten. Man wird vielmehr für den Aufbau des parenchymatösen Gerüstwerkes sternförmig verästelte Zellen (zpz_1) mit intercellulärer Vacuolenbildung anzunehmen haben. Gelten auch hier die Schwierigkeiten, die einer an Gewißheit grenzenden Lösung dieser alten Streitfrage entgegenstehen, so muß doch betont werden, daß die erhaltenen Bilder in überwiegender Menge für intercelluläre Lückenbildung sprechen. Die Wechselbeziehungen zwischen Kern, Zellleib und Vacuolen, besonders an den für derlei Untersuchungen am besten geeigneten Randregionen sehr junger Tiere, lassen nur diese Auffassung zu. Nur sehr selten begegnet man Verhältnissen, die auch eine entgegengesetzte Deutung, d. h. eine intracelluläre Vacuolenbildung erlauben würden. Man beobachtet nämlich ab und zu innerhalb des Körpers einer solchen verästelten Zelle (*zpz*$_2$) einen kleinen Hohlraum in den der Zellkern mitunter mehr oder weniger frei hineinzuragen scheint. Aber gerade solche Befunde mahnen auch zur Vorsicht, es kann sich um postmortale Gerinnungen und Verschiebungen handeln.

Zwei Argumente sind es vor allem, die SABUSSOW[1] zur Begründung seiner Anschauung ins Treffen führt:

1) Bestünde das Stützparenchym aus einem losen Fasergerüstwerk, so müßten auf Schnittbildern auch quer getroffene Fasern und Balken zur Anschauung gelangen, die innerhalb eines Hohlraumes frei zu schweben scheinen. Da dies nicht der Fall wäre, sondern stets nur zusammenhängende Fasernetze gesehen werden können, so spräche dies in überzeugender Weise für einen wabigen Aufbau des Ganzen, d. h. also für eine intracelluläre Vacuolenbildung.

Dem muß entgegengehalten werden, daß solche freischwebende Faserquerschnitte tatsächlich zu sehen sind, wenn auch nicht so häufig, als man es voraussetzen könnte und daß dieselben auch nicht durch den zu erwartenden Einwand, es handle sich lediglich um beim Schneiden abgerissene Stücke eines Balkens, bzw. einer Lamelle, abgetan werden können. Unter den erwähnten Umständen müßten diese Stücke mehr oder minder fetzenähnliches Aussehen besitzen, während sie tatsächlich völlig scharf konturierte Querschnitte darstellen.

2) Es wäre der Umstand hervorzuheben, daß die Parenchymmuskeln nie frei durch die Lückenräume, sondern stets innerhalb eines Parenchymstranges verlaufen. Dies wäre nur dadurch verständlich, daß die besagten Muskelfasern schon von vornherein zwischen den jungen Parenchymzellen verlaufen und somit bei der nachfolgenden Auftreibung derselben durch die Ansammlung von Flüssigkeit in den wachsenden, intracellulären Vacuolen zwischen die verschmelzenden Wände benachbarter Zellen eingezwängt würden.

Dieses Argument erscheint jedenfalls gewichtiger, wenn auch nicht zwingend, da sich ja noch immerhin aus Analogie mit den Befunden bei andern Plathelminthen annehmen läßt, daß bei dem Embryo die zelligen

---

[1] SABUSSOW (20), S. 363.

Elemente, die in die Bildung des Parenchyms und der Muskeln eingehen, Gruppen bilden, in deren Umgebung dann die Vacuolen entstehen.

Verdauungsparenchym.

Das verdauende Parenchym (Fig. 4, *vp*) besteht aus einer zarten, feinkörnigen oder schaumigen Plasmamasse mit spärlichen, großen, schwach färbbaren Kernen mit deutlichem Kernkörperchen. In der Gestalt von ansehnlichen Platten und Bändern umschließt es einige wenige mächtige Vacuolen (V_4), deren Ausdehnung sich übrigens ganz nach Zahl und Beschaffenheit der aufgenommenen Fraßkörper (*Fr*), in der Hauptsache Copepoden, richtet. Das Verdauungsparenchym und damit die von diesem umschlossenen Nahrungsobjekte sind auf das mittlere Körperdrittel beschränkt und geben hier die Veranlassung für die mächtige, buckelartige Vortreibung der Dorsalfläche. Strukturelle Differenzierungen im verdauenden Gewebe fehlen, abgesehen von einer Anhäufung desselben in der nächsten Umgebung der Nahrungskörper, völlig. Nur in den Grenzregionen ist insofern ein etwas andrer Charakter dieses Gewebes zu konstatieren, als hier die großen Fladen und Bänder der Mitte durch zartere, kleine Vacuolen einschließende Stränge ersetzt werden, beziehungsweise in dieselben übergehen, die nun ihrerseits, konzentrisch zu dem Verdauungsraum angeordnet, gewissermaßen dessen Abschluß bilden, anderseits aber auch wieder die Verbindung mit dem Central- und Randparenchym (r_1pv) vermitteln.

Die von SABUSSOW[1] angedeutete Möglichkeit, die horizontale Plasmaschicht des Centralparenchyms (Fig. 3, *zph*) könnte dem Verdauungsparenchym zugehören und wäre durch ein Hineinschieben von Fortsätzen dieses letzteren zwischen die Vacuolenreihen des Centralparenchyms entstanden, halte ich nach den bei *Polychoerus caudatus* vorliegenden Bildern für unwahrscheinlich.

Ein Vorstülpen des verdauenden Plasmas aus der Mundhöhle als mächtiges Pseudopodium, wie es von verschiedenen *Haplodiscus*-Arten beschrieben wurde, — ob Kunstprodukt oder nicht, bleibe dahingestellt —, konnte nie beobachtet werden.

Zellige Elemente irgendwelcher Art, die man mit einiger Berechtigung als Freßzellen auffassen könnte, fehlen.

Ehe ein Vergleich der bei *Polychoerus caudatus* beobachteten Parenchymverhältnisse mit andern Formen empfehlenswert, und ehe auf die Folgerungen aus den hier beschriebenen histologischen Befunden eingegangen werden kann, mögen in aller Kürze zur Orientierung die für unsre heutige Auffassung vom Acölenparenchym maßgebenden Anschauungen und Einteilungen zusammengefaßt wiedergegeben werden.

---

[1] SABUSSOW (20), S. 365.

Die eine Richtung, hauptsächlich durch **Graff** begründet und vertreten, die die Acölen an die Basis des Turbellarienstammbaumes stellt und in ihnen die ältesten und primitivsten Formen sieht, faßt die Acölie als primären Charakter auf und leitet die mit einem »Darm« versehenen Turbellarien von darmlosen Ahnen ab, hervorgegangen aus jenen durch stufenweise Differenzierung im Laufe der phylogenetischen Entwicklung. Das Acölenparenchym umfaßt demgemäß Gewebe, die sich erst bei den Cölaten in Mesenchym und Magen-Darmgewebe gespalten haben, und es erfüllt auch beiderlei Funktionen, es dient als Stütz- und Bindegewebe und als solches auch dem Transporte der Nahrung, anderseits aber auch zur Assimilation der letzteren.

Graff wies in seiner Acölenmonographie[1] zuerst nach, daß dem Parenchym durchaus nicht der bis zu dieser Zeit angenommene einfache und einheitliche Bau zukomme, und auf Grund dieser Untersuchungen stellt er eine, auf morphologischen und histologischen Unterschieden beruhende Einteilung der Acölenparenchymformen auf, die er, abgesehen von unwesentlichen Änderungen und Umstellungen, auch in späteren Arbeiten beibehielt. Diese Einteilung[2] unterscheidet drei durch Übergangsformen miteinander verbundene Typen, die in zusammenhängender Entwicklungsreihe zu den cölaten Turbellarien hinführen:

1. Typus: Geringe Ausbildung der Bindegewebszellen und Parenchymmuskeln (Mesoderm), Vorherrschen des Syncytiums und der Freßzellen (Entoderm).

Unterschiede zwischen Central- und Randparenchym nicht vorhanden oder kaum angedeutet.

Gesamtparenchym vom Charakter eines plasmatischen Syncytiums, granuliert bis fein netzartig, festere Balken und Platten spärlich oder überhaupt fehlend. Freie Bindegewebs- und Freßzellen vorhanden, erstere mehr in den Rand-, letztere mehr in den Mittelpartien.

Beispiele: *Proporus venenosus* (O. Schm.)
Otocelis rubropunctata (O. Schm.)
Convoluta roscoffensis Graff } Übergänge zum
Amphiscolops langerhansi (Graff) } 2. Typus.

---

[1] v. **Graff** (9), S. 14.

[2] Als Grundlage folgender Zusammenstellung dienten die diesbezüglichen jüngsten Arbeiten (10), S. 199 und (12), S. 1925—32.

2. Typus: Stärkere Entwicklung der mesodermalen Elemente (Bindegewebszellen und Parenchymmuskeln), gegenseitige, vollständige Durchsetzung mit den entodermalen Elementen, die teils als plasmodiumartiges Syncytium, teils als amöboide Freßzellen auftreten.

Unterschiede zwischen Central- und Randparenchym, wenn auch nur graduell, vorhanden.

Randparenchym vom Charakter eines festeren Reticulums, die Lückenräume bald von mehr fädigen oder strangförmigen Bildungen, bald von derberen Balken und Platten begrenzt; indifferente Zellen beider Kategorien vorhanden, davon die freien Bindegewebszellen ausschließlich nur in dieser Region.

Centralparenchym in Form eines feinschaumigen, spärliche Kerne enthaltenden Syncytiums, von großen, die Freßkörper enthaltenden Vacuolen, durchsetzt; Freßzellen in dieser Region sehr reichlich.

Beispiele: *Amphiscolops cinereus* (Graff)
Convoluta sordida Graff } Übergänge zum
Haplodiscus-Arten } 3. Typus.

3. Typus: Scharfe Trennung des mesodermalen Stützgewebes von dem entodermalen Verdauungsgewebe.

Unterschiede zwischen Rand- und Centralparenchym durchgreifend.

Randparenchym, nur aus mesodermalen Elementen bestehend, auf eine dicke, den Körperwänden und -enden anliegende Schicht beschränkt und aus rundlich-ovalen, mit verdichteten Randpartien begabten Zellen zusammengesetzt. Daneben freie Bindegewebszellen.

Centralparenchym in Gestalt eines grobkörnigen, zusammenhängenden Plasmodiums (Verdauungsparenchym) in der Mitte des Körpers, durchsetzt von kleinen Kernen und wenigen großen Vacuolen. Freßzellen fehlend.

Beispiel: *Convoluta convoluta* (Abildg.).

Typus 1 stellt nach Graff die ursprünglichste, Typus 3 die jüngste und am weitesten differenzierte Stufe dar, »der zum ›Darm‹ nicht weiter fehlt als das Darmlumen, der Zerfall seiner kernführenden Plasmamasse in einzelne Zellen und die epitheliale Anordnung der letztern[1].«

Den gerade entgegengesetzten Standpunkt nimmt eine andre Reihe von Autoren[2] ein, die die Acölie als etwas Sekundäres deutet und in den Acölen einen Tochter- oder Parallelast der Rhabdocölen sehen will.

So ist es besonders Böhmig, der in jüngster Zeit durch Eröffnung neuer Gesichtspunkte für diese Anschauung wertvolle Stützen beibrachte und ihr neue Anhänger, wie z. B. Sabussow[1], zuführte.

---

[1] v. Graff (12), S. 1932.

[2] Böhmig (2 u. 3), Georgevitch (7), Haeckel (13), Lang (15 u. 16), Pereyaslawzewa (18).

Nach Böhmig erfolgte die Entwicklung der Acölen aus darmbegabten Ahnen in doppelter Weise, also in zwei Parallelästen, die voneinander unabhängig wären und daher auch in keinerlei direkter genetischer Beziehung zueinander stünden.

Bei dem einen Aste, durch die *Haplodiscus*-Arten und *Convoluta convoluta* (Abildg.) repräsentiert, hätten die entodermalen Darmzellen ihre Individualität und ihre gegenseitigen bestimmten Lagebeziehungen aufgegeben und wären zu einem, die sonstige Darmregion einnehmenden Plasmodium, dem Verdauungsparenchym, zusammengeflossen, während eine örtliche Trennung von dem übrigen, mesodermalen Stützparenchym noch ziemlich scharf durchgeführt erscheine.

Bei dem andern Aste habe gerade der entgegengesetzte Vorgang stattgefunden. Hier lösten sich zwar auch die entodermalen Darmzellen aus einem bestimmt angeordneten Verbande, doch erlangten sie hier vollständige Selbständigkeit und Bewegungsfreiheit und mischten sich in mannigfaltiger Weise als amöboide Freßzellen unter die mesodermalen Elemente. Für die Möglichkeit dieses Vorganges spräche die Tatsache, daß auch die Darmzellen cölater Turbellarien imstande seien, amöboide Fortsätze auszusenden und Nahrungsteilchen zu inkorporieren.

Der Ausgangspunkt für die verschiedenen Formen des mesodermalen Stützparenchyms sei in freien Rundzellen gegeben, die nun den verschiedensten Veränderungen unterliegen könnten; bald sei es nur eine Verdichtung des Randes (*Convoluta convoluta* [Abildg.]) oder ein teilweises Verschmelzen unter Größenzunahme und Lückenbildung (*Rimicola glacialis* Böhmig), bald ein Auswachsen und Verschmelzen zu einem regelrechten Stützgerüste (*Amphiscolops cinereus* [Graff] u. a.). Diese gemeinsame Genese rücke die beobachteten Unterschiede des Stützparenchyms bei den verschiedenen Typen in ein ganz andres Licht, sie erkläre die zahlreichen Übergänge, die fließenden Grenzen, und nähme ihnen ein Gutteil ihrer Bedeutung. Bei Aufstellung eines Einteilungsprinzipes für das Acölenparenchym müsse daher von morphologischen Unterschieden Abstand genommen werden und das Hauptgewicht auf das Fehlen oder Vorhandensein von Freßzellen oder eines Verdauungsparenchymes gelegt werden.

---

[1] Sabussow (20), S. 365.

Böhmig[1] unterscheidet demgemäß zwei Haupttypen des Acölenparenchyms:

1. Typus. Entodermzellen zu einem central gelegenen Plasmodium »Verdauungsparenchym« verschmolzen. Freßzellen fehlend.
   a. Verdauungsparenchym ganz ohne Mesodermelemente (Muskelfasern), Randparenchym vom Charakter eines Reticulums.
   (*Haplodiscus*-Arten).
   b. Verdauungsparenchym von einzelnen Muskelfasern durchzogen. Randparenchym gebildet durch dicht gelagerte Rundzellen.
   (*Convoluta convoluta* [Abildg.]).
2. Typus. Entodermzellen als amöboide Freßzellen im ganzen Körper zwischen dem Stützparenchym verteilt.
   a. Das Stützparenchym vom Charakter eines Plasmodiums.
   (*Proporus venenosus* [O. Schm.],
   Otocelis rubropunctata [O. Schm.]).
   b. Das Stützparenchym vom Charakter eines Reticulums.
   (*Amphiscolops cinereus* [Graff],
   Convoluta sordida Graff).

Vergegenwärtigen wir uns nochmals, was über das Parenchym von *Polychoerus caudatus* ausgesagt wurde, so lassen sich als dessen wesentlichste Eigenheiten das Auftreten eines gesonderten Rand-, Central- und Verdauungsparenchyms und der Mangel von Freßzellen hervorheben. Diese Charaktere erinnern in jeder Beziehung sehr an diejenigen des Parenchymgewebes der *Haplodiscus*-Arten, und *Polychoerus* wäre daher nach dem Graffschen Schema dem 2. Typus dieses Autors einzuordnen. Allerdings herrschen auch hier Beziehungen zum 3. Typus, gerade so wie bei den *Haplodiscus*-Arten; diese Ähnlichkeiten sind hier vielleicht in noch viel höherem Grade vorhanden als dort, da, wie erinnerlich, im Randparenchym der Ventralseite die freien Bindegewebszellen oft so zahlreich vorhanden sind, daß man ein Bild von *Convoluta convoluta* [Abildg.] vor sich zu haben glauben könnte.

Gerade der Umstand, daß diese freien Bindegewebszellen (Fig. 3, *bz*) durchaus nicht immer in gleicher Häufigkeit beobachtet werden können, daß sie mitunter den Charakter typischer Rundzellen verlieren und daß sie neben gleich großen und gleich strukturierten Kernen liegen, scheint mir eine Bestätigung für Böhmigs Hypothese in sich zu schließen, daß wir in den freien Bindegewebszellen Bildungselemente zu sehen haben, die sich unter Umständen in Stützparenchym von reticulärem Charakter umwandeln. Zu den eben angeführten Gründen wäre noch ein weiterer hinzuzufügen, eine auffallende verkehrte Proportionalität zwischen der Häufigkeit der freien Bindegewebszellen und der benachbarten Parenchymkerne; eine Zunahme der letzteren scheint stets mit einer Abnahme der ersteren vergesellschaftet zu sein.

---

[1] Die Konstruktion folgenden Schemas in dieser Form gründet sich auf die von Böhmig in (2), S. 7—14 u. 43—45 und (3), S. 5—7 dargelegten Anschauungen.

Daß nach dem Böhmigschen Schema das *Polychoerus*-Parenchym dessen 1. Typus im Anschlusse an die *Haplodiscus*-Arten zuzuzählen ist, braucht wohl kaum ausdrücklich hervorgehoben zu werden.

Sind die Schwierigkeiten bei der Bewertung der strukturellen Verhältnisse des Acölenparenchyms auch vollauf anzuerkennen, so muß hier doch noch eines Umstandes gedacht werden, der vielleicht einer schärferen Betonung wert wäre, als es bisher geschehen ist. Es sind dies das Auftreten und die gegenseitigen Beziehungen von Stütz- (Rand- und Central-) und Verdauungsparenchym zueinander. Rand- und Centralparenchym, die sich morphologisch wie genetisch nahestehen, bilden zusammen das mesodermale Stützparenchym und sind einem entodermalen Verdauungsparenchym, das in andern Fällen seinen Ersatz durch diskrete Freßzellen findet, gegenüberzustellen. Je nachdem nun letzteres in Form eines geschlossenen Plasmodiums vorhanden ist und ersteres entweder als einheitliches Gewebe oder in seine beiden Tochterkategorien gespalten auftritt, ergibt sich eine Reihe von Möglichkeiten. In diesem Sinne sei es versucht ein Schema aufzustellen, das in gewisser Hinsicht sowohl den Einteilungsprinzipien Graffs, als auch Böhmigs gerecht wird:

I. Haupttypus. Verdauungsparenchym fehlend. Freßzellen vorhanden.

1. Typus. Stützparenchym einheitlich.
(*Proporus venenosus* [O. Schmidt],
Otocelis rubropunctata [O. Schmidt]).

2. Typus. Stützparenchym in Rand- und Centralparenchym geschieden. (*Amphiscolops cinereus* [Graff],
Convoluta sordida Graff).

II. Haupttypus. Verdauungsparenchym vorhanden; Freßzellen fehlend.

3. Typus. Stützparenchym einheitlich.
(*Convoluta convoluta* [Abildgaard]).

4. Typus. Stützparenchym in Rand- und Centralparenchym geschieden.
(*Haplodiscus*-Arten, *Rimicola glacialis* Böhmig,
Polychoerus caudatus Mark).

Nervensystem.

Gehirn. Der Bau des Centralnervensystems weist bemerkenswerte Unterschiede gegenüber jenem aller bisher untersuchten Acölen auf.

So muß es in erster Linie als auffällig erklärt werden, daß sich das Gehirn aus drei räumlich weit getrennten, durch Commissuren verbundenen Ganglienmassen (Fig. 6) zusammensetzt, aus einer median gelegenen, unpaaren (*mg*) und zwei symmetrischen, lateralen (*lg*). Dieser ganze Gehirnkomplex liegt so ziemlich in der gleichen Vertikalebene im Centralparenchym des nicht vorgebuckelten Vorderendes, nahezu in der Mitte desselben, etwas näher dem vorderen Körperpol als der Vorbuckelung.

Mit Rücksicht auf die Horizontalebene herrschen aber bedeutende Höhendifferenzen zwischen dem fast der Mitte angehörenden Medianganglion (*mg*) und den mehr dorsal gelegenen Lateralganglien (*lg*).

Das durch seine Beziehungen zur Statocyste (*st*) ausgezeichnete Medianganglion (*mg*) ist das an Masse geringste von den dreien. Es besitzt eine gedrungene Gestalt und in den drei Hauptdimensionen fast gleiche Werte. Querschnitte zeigen immer infolge des eigentümlichen Verhaltens der Commissuren und austretenden Nerven eine rauten- oder kreuzähnliche Figur. Eine halbwegs ungekünstelte Teilung in eine Vorder- und Hinterportion, wie sie ja beim Vergleich mit dem Hauptganglion andrer Acölen nahe liegt, scheint undurchführbar, man müßte dann die Statocystenebene als dazu schon hinreichend heranziehen. Desgleichen zeigen auch die wohl einmal als getrennt gewesen anzunehmenden rechten und linken Hälften dieses Medianganglions so weitgehende Verschmelzungen, daß ihre Grenzen nicht mehr festzusetzen sind.

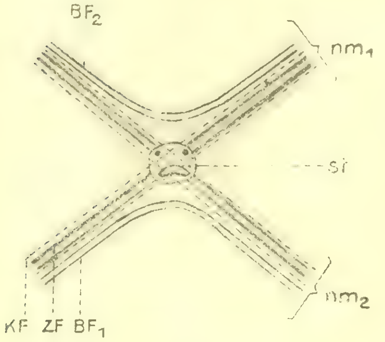
In dieses Ganglion eingebettet, von Fasermassen allseits umschlossen, liegt die Statocyste (*st*), meist genau in der Mitte desselben; seltener scheint sie mehr der ventralen Fläche genähert. Es muß ausdrücklich betont werden, daß es sich hier wirklich um eine Einlagerung in die Substanz des Gehirns, nicht etwa um eine bloße Anlagerung in eine ventrale Aushöhlung desselben handelt, wie aus zahlreichen Quer- und Längsschnittbildern mit Sicherheit hervorgeht. So kommt denn, nachdem auch Böhmig[1] für *Rimicola glacialis* Böhmig die gleichen Verhältnisse nachgewiesen hat, die alte Delagesche[2] Lehre von der Einlagerung der Statocyste in einen Hohlraum des Gehirns in beschränktem Maße wieder zu Ehren, wenn auch nicht an dem von **Delage** hierfür namhaft gemachten Objekte, der *Convoluta roscoffensis* Graff.

---

[1] Böhmig (3), S. 7.

[2] Delage (4), S. 127.

Als höchst interessant und eigenartig muß die Art und Weise bezeichnet werden, auf welche die Verbindung dieses Medianganglions mit den Lateralganglien und dem übrigen Nervensystem bewerkstelligt erscheint. Vier ansehnliche Faserstränge treten an das Ganglion heran, bzw. nehmen von hier ihren Ausgang (Textfigur), zwei (nm_1) von außen und oben, von den Lateralganglien kommend und zwei (nm_2) nach außen und unten hin ihre Fortsetzung in den Transversalstämmen (nt) findend.



Jeder dieser Stränge führt in seinem Centralteile stärkere Nervenfasern, an der Peripherie vorwiegend zarteres und mehr granuliertes Gewebe mit spärlichem Ganglienzellenbelag. Beim Eintritt in das Ganglion geht ein Großteil dieser Fasern büschelförmig auseinander und verflicht sich hier mit denen des Ganglions zu einem höchst feinen, unentwirrbaren Maschenwerke.

Ein Teil der Centralfasern (ZF) tritt geschlossen bis dicht an die kugelige Statocystenwand heran, die an diesen Berührungsstellen eine leichte Abflachung aufweist. Die Anordnung dieser vier Faserstränge in Kreuzform bringt es mit sich, daß auch je zwei Berührungsstellen mit der Statocystenwand an einander genau entsprechende Punkte zu liegen kommen und daß weiterhin der dorsale Strang der rechten bzw. linken Seite seine genaue Verlängerung in dem ventralen der linken, bzw. rechten Seite zu finden scheint und umgekehrt.

Nicht in Verbindung mit der Statocyste treten hingegen die in der Textfigur gezeichneten Fasern BF_1 und BF_2, von denen die ersteren ventral, an der Unterfläche des Ganglions, die letzteren dorsal, an dessen Oberfläche, bzw. an den Innenflächen der Nervenstämme, verlaufen. Von diesen bogenförmig verlaufenden Fasern verbinden die mit BF_1 bezeichneten die Ventralpartien der rechten und der linken Körperhälfte, während die mit BF_2 bezeichneten gewissermaßen eine Commissur zwischen den beiden Lateralganglien darstellen (vgl. auch Fig. 6).

Abgesehen von diesen Bogenfasern (BF_1 und BF_2) und den an der Statocystenwand endenden (ZF), scheint noch eine dritte Kategorie von

Fasern (KF) zu existieren, — mit absoluter Sicherheit ist das im dichten Gewirre der Markmasse wohl kaum festzustellen —, die unter Umgehung der Statocyste von einem dorsalen Stamme der einen in den ventralen der gegenüberliegenden Seite ziehen oder umgekehrt und so eine Faserkreuzung darstellen. Faserzüge, die eine direkte Verbindung zwischen dem dorsalen und ventralen Stamm derselben Körperhälfte vermitteln, scheinen nicht vorzukommen.

Wir hätten hiermit das Bild einer regelrechten Semidekussation gegeben, da einerseits Verbindungen beider Seiten, sowohl der dorsalen, als auch der ventralen Körperhälfte, durch ungekreuzte Faserzüge (BF_1 und BF_2), anderseits aber auch wieder durch Faserkreuzung (KF) Beziehungen zwischen entgegengesetzten Seiten entgegengesetzter Körperhälften bestehen. Erinnert man sich noch, daß dem Sinnesorgane, der Statocyste, durch eigne Fasern (ZF) von vier Seiten Impulse zukommen, bzw. von hier ausgelöst werden können, so dürfte hiermit ebensosehr der komplizierte Bau als auch die funktionelle Wichtigkeit dieses Mediananganglions dargetan sein.

Die beiden Lateralganglien, die Ausgangspunkte für die dorsalen Längsnervenstämme, übertreffen das mediale Ganglion beträchtlich an Masse. Wie bereits erwähnt, gehören sie einer andern Horizontalebene an als jenes und liegen der Rückenfläche viel näher. Läßt sich das Querschnittbild des Mediananganglions auf das Viereck als Grundform zurückführen, so gilt dasselbe für die Lateralganglien von dem Dreieck (Fig. 6).

Von jedem der beiden Ganglien zieht schräg nach unten zum Mediananganglion der mächtige Verbindungszug nm_1, abgesehen hiervon treten aber auch noch drei weitere Hauptnervenstämme aus, die schon Mark[1] beschrieben hat: einer verläuft nach vorn, einer gegen die Seite und einer nach hinten. Diesen gesellt sich außerdem noch ein unbedeutender, etwas schräg zur Dorsalfläche aufsteigender Stamm (nd) hinzu.

Eine Homologisierung einzelner Gehirnteile mit denen andrer Acölen stößt auf ziemliche Schwierigkeiten. Am meisten Anklänge finden sich noch an das Genus *Haplodiscus*, im besonderen an *Haplodiscus orbicularis* Böhmig und *acuminatus* Böhmig. Bei letzterer Art setzt sich das Gehirn nach Böhmig[2] aus zwei, zur Medianebene symmetrisch angeordneten Ganglien zusammen, »welche in ihrem hinteren Abschnitt der Rückenfläche genähert sind, während das vordere Ende ziemlich gleich weit von der dorsalen und ventralen Fläche entfernt ist.« Die in einer dorsalen Einsenkung liegende Statocyste teilt bei *Haplodiscus acuminatus* das Gehirn in einen vorderen und hinteren Anteil, welch letzterem auch die seitlichen Partien zugehören, die ober- und unterhalb der Statocyste gelegen sind. Der vordere Anteil entspricht den Frontalganglien des *Convoluta*-Typus, führt aber auch schon Teile, die den Hauptganglien zugerechnet werden müssen, den hinteren bildet ausschließlich die restliche Masse der Hauptganglien.

---

[1] Mark (17), S. 304.

[2] Böhmig (2), S. 15—21.

Bei *Haplodiscus orbicularis* Böhmig kommt es zu einer Divergenz der beiden Gehirnhälften nach hinten, so zwar, daß die vor der Statocyste gelegenen Partien noch zu einer im Querschnitt ungefähr rechteckigen Masse verschmolzen sind, während sie hinter denselben auseinander streben und vollkommen getrennt sind.

Die Anordnung des Gehirns bei *Polychoerus caudatus* könnte durch eine Steigerung dieser divergierenden Bestrebungen erklärt werden, indem es zu einer Nachaußendrehung der auch hier der Rückenfläche näher liegenden, hinteren Hirnabschnitte kam, die erst dann ihr Ende fand, nachdem die aufgeklappten, ursprünglich hinteren Hirnteile fast dieselbe Vertikalebene erreicht hatten als der die Rolle des Drehungspunktes spielende, die Statocyste führende vordere Hirnanteil. Zugleich mit der Außendrehung würde auch ein Auseinanderrücken der einzelnen Teile stattgefunden haben, so daß der Zusammenhang nur mehr durch lange Commissuren vermittelt werden konnte.

Gegen diese Auffassung spricht aber ein gewichtiges Bedenken, nämlich die Tatsache, daß der das vordere Körperende versorgende vordere Nervenstamm jederseits aus den vorderen Partien der Lateralganglien hervorgeht und nicht aus dem Medianganglion. Wir hätten also in den vorderen Partien der Lateralganglien die den Frontalganglien gleichzusetzende Hirnregion zu suchen, in der hinteren Hälfte der Lateralganglien aber wegen der dort entspringenden Nerven, ebenso wie in dem Medianganglion die den Hauptganglien entsprechenden Teile.

Mit Rücksicht auf diese immerhin nicht ganz geklärten Verhältnisse schien es empfehlenswert, für die in Betracht kommenden Hirnabschnitte indifferente und doch deutlich verständliche Namen zu verwenden, wie sie durch die Ausdrücke Median- und Lateralganglien gegeben sind.

Vom histologischen Standpunkt aus besteht das Gehirn hier wie überall aus Ganglienzellen und faserigen Elementen, der sog. Punktsubstanz. Die Kerne der ersteren variieren sehr in ihrer Größe; während die größten die Parenchymkerne um das Dreifache übertreffen, erreichen die kleinsten kaum die Dimensionen derselben. Die Ganglienzellkerne sind meist rund, granuliert, bei Hämatoxylin-Eosintinktion schwächer färbbar als die Parenchymkerne und von diesen auch durch einen etwas andern Farbenton unterschieden. Besonders ausgezeichnet sind sie aber durch den Besitz eines deutlichen, rötlich gefärbten Nucleolus, der eine genau centrierte Lage einnimmt.

Was für die *Haplodiscus*-Arten festgestellt wurde, daß nämlich die Ganglienzellen von der Dorsal- gegen die Ventralseite an Größe abnehmen, das gilt auch bei *Polychoerus caudatus*; die Zellen der mehr dorsal gelegenen Lateralganglien übertreffen die des Medianganglions an Größe. Die Ganglienzellen sind in mehreren unregelmäßigen und unzusammenhängenden Schichten angeordnet; am zahlreichsten finden sie sich als Oberflächenbekleidung, spärlicher in der Punktsubstanz eingebettet, wo sich ihnen vereinzelte lang ausgezogene, spindelförmige Kerne von Stützzellen zugesellen.

Der Bau der geschilderten vier Nervenstämme weist gegenüber den Ganglien nur quantitative, nicht qualitative Unterschiede auf, insofern als die Häufigkeit der Ganglienzellen abnimmt.

Nervenstämme. Charakteristisch für das periphere Nervensystem ist die Ausbildung eines außerordentlich reich entwickelten Nervenplexus, der, ziemlich oberflächlich gelegen, unter dem Epithel sich in mehr oder minder regelmäßig viereckigen Maschenräumen ausbreitet und bereits am aufgehellten Totopräparat außerordentlich schön hervortritt.

Nicht das gleiche gilt hinsichtlich der Längsnervenstämme. Um sie genau verfolgen zu können, ist die Durchmusterung von Querschnittserien unerläßlich; diese Methode gibt wesentlich vollständigere Resultate als sie Mark an Quetschpräparaten und Goldchloridfärbungen erzielen konnte, wenngleich man auch hier mit außerordentlichen Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Die große Zahl von Commissuren und Connectiven zwischen den Längsstämmen und ihr teilweises Aufgehen in dem Nervenplexus machen schon in relativ kurzem Abstande von ihrem Ursprunge eine Abgrenzung distinkter Stränge schwierig, im weiteren Verlaufe, besonders in den hinteren Körperpartien, aber oft geradezu undurchführbar, wegen des reichlichen Faseraustausches übrigens auch praktisch wertlos. Dazu kommt noch, daß man, selbst bei Verfolgung vom Gehirn aus, stellenweise kaum imstande ist, die Zugehörigkeit gewisser Gewebspartien zum Nervensystem bejahen oder verneinen zu können, ja daß man aus diesen Gründen selbst ganze Serien für die Untersuchung des Nervensystems als ungeeignet bezeichnen muß. Diese Momente bedingen es, daß ein Nervenschema, das aus der

Kombination verschiedener Schnittserien gewonnen werden mußte, nur mit einigem Vorbehalte gegeben werden kann.

In jener Region, in der die Längsnervenstämme am deutlichsten hervortreten, das ist in dem zwischen Gehirn und Verdauungsparenchym gelegenen Körperabschnitt, lassen sich jederseits 6 bzw. 5 (vgl. S. 483) Längsnervenstämme feststellen, 3 bzw. 2 dorsale, 1 Randnerv und 2 bedeutend schwächere ventrale. Der Randnerv und die Ventralstämme entstammen mittelbar dem Mediananganglion, die Dorsalnervenpaare dagegen den Lateralganglien. Bei der Beschreibung des Mediananganglions wurde hervorgehoben, daß von diesem aus ein Paar von divergierenden Faserzügen (Fig. 6, nm_2) nach unten und außen verläuft. Diese Faserzüge gabeln sich in halber Höhe, die Teiläste bleiben aber nahe beieinander und finden weiterhin ihre Fortsetzung in mächtigen, an der Grenze zwischen Rand- und Centralparenchym der Ventralseite transversal verlaufenden Nervenstämmen (Fig. 12, *nt*), die bis zum Seitenrande hinziehen und, sich hier gabelnd, die Randnerven (nr_1, nr_2) abgeben. Die Transversalstämme (*nt*) beider Körperhälften verbindet eine ansehnliche Commissur (*cv*) [vgl auch Fig. 6].

Aus den Transversalstämmen (*nt*) zweigt unter rechtem Winkel, gerade nach rückwärts verlaufend, jederseits ein Paar von ventralen Längsstämmen (*nvi*, *nve*) ab, die die Verbindung mit dem reichverzweigten ventralen Nervenplexus vermitteln und schließlich auch in ihm aufgehen.

Der äußere (*nve*) von diesen beiden Stämmen ist der schwächere; er verliert sich bereits in der Region des Germars und läßt sich oft überhaupt nicht als gesonderter Nerv in dem Plexus unterscheiden.

Der innere (*nvi*), in der Flächenprojektion zwischen die beiden Äste *npi* und *npe* des dorsalen Hinterstammes (*np*) fallend, läßt sich auch noch im hintersten Körperdrittel nachweisen und scheint hier in der Nähe der die beiden Randnerven (nr_2) verbindenden Quercommissur c_1r_2 zu enden oder gar mit dieser zusammenzuhängen. Zahlreiche Verbindungen der beiden Ventralnerven zueinander und zum Randnerven werden durch die Maschen des Plexus in wechselnder Weise hergestellt.

In kurzer Entfernung vom Körperrande spaltet sich jeder der beiden Transversalnerven (*nt*) in zwei Stämme, einen nach vorn und einen nach hinten verlaufenden, die zusammen den Randnerven darstellen und als vorderer (nr_1) und hinterer (nr_2) Ast desselben in der Beschreibung unterschieden sein mögen.

Sie gehören zu den schwächeren bis mittelstarken Nerven, obwohl sie am Schnittpräparate stellenweise auch recht ansehnlich erscheinen können und zeigen im Querschnitt mitunter eine eigentümliche, keilförmige Gestalt, da sie mit breiter Basis noch der Ventralseite anliegen, während die schmälere Oberseite gegen die dorsale Wand des Seitenrandes gerichtet ist. Sie geben in kurzen Abständen zapfenartige Faserbündel ab, die bis an das eingesenkte Epithel des Körperrandes herantreten und sich hier pinselähnlich auffasern. Sowohl die kürzeren Vorder- (nr_1) als auch die längeren Hinteräste (nr_2) der Randnerven sind nahe den Körperenden durch je zwei aufeinander folgende, stärkere Commissuren (c_1r_1, c_2r_1, c_1r_2, c_2r_2) miteinander verbunden. Dabei erscheinen die beiden Commissuren des Hinterendes (c_1r_2, c_2r_2) weiter auseinander gerückt, als dies bei den vorderen (c_1r_1, c_2r_1) der Fall ist.

Von den zahlreichen Verbindungen mit andern Nerven wären als bemerkenswert hervorzuheben, die der Commissur c_1r_1 mit dem Nerven *nac*, die der Commissur c_1r_2 mit den Nerven *nri* und *npe*, die der Commissur c_2r_2 mit dem Nerven *nlp*, ferner Anastomosen mit den Ästen des dorsalen Seitennervenstammes (*nl*), wie c_1lr_1, c_2lr_1, c_1lr_2 und c_2lr_2.

Das Wurzelgebiet für sämtliche Dorsalnerven liegt in den Lateralganglien (*lg*), von denen aus je ein mächtiger Stamm nach vorn (*na*), seitwärts (*nl*) und rückwärts (*np*) zieht. Jeder dieser Stämme teilt sich in zwei bis drei stärkere Äste, deren Verlauf und Richtung größtenteils schon von Mark[1] beschrieben wurde.

Die ausgesprochene Neigung zur Variationsbildung, sowohl in bezug auf Verlaufsrichtung, als auch auf Astabgabe und Anastomosenbildung, die schon Mark ausdrücklich hervorhebt, erschwert natürlich sehr die richtige Deutung.

Von den drei dorsalen Hauptstämmen versorgt der vordere (Vordernervenstamm *na*) die Innenpartie des Vorderendes. Seine Verlaufsrichtung ist rostrad und anfänglich leicht lateral, seine Astabgaben variabel. Meist findet sehr bald nach dem Austritt aus dem Ganglion, in seltenen Fällen noch im Bereiche desselben selbst, eine Gabelung statt, derart, daß ein schwächerer Ast (*nai*) gegen die Medianlinie konvergierend austritt[2] und mit dem entsprechenden Aste der andern Seite zwei nahe aufeinander folgende Anastomosen (c_1a, c_2a) bildet, von denen die erste (c_1a) die bedeutend stärkere ist. Gleich nach der vorderen Anastomose (c_2a) findet dieser Ast sein Ende durch Auffaserung zur dorsalen Körperwand.

---

[1] Mark (17), S. 304.

[2] Linke Hälfte des Schemas Fig. 12.

Der Hauptast (*nae*) zieht bis gegen das vordere Körperende und fasert sich hier auf; die meisten der Faserbündel treten an das dorsale Integument heran, ein Teil setzt sich mit der inneren Vordercommissur (c_1r_1) der Randnerven in Verbindung.

Vor der Abgangsstelle von c_1a findet sich eine unbedeutende Anastomose zwischen den Ästen *nai* und *nae*, die für Variationsbildungen von Wichtigkeit werden kann. Es kommt nämlich vor[1], daß der Nerv *nai* schwach entwickelt bleibt und vorzeitig endet; in diesem Falle gehen die beiden vorerwähnten Commissuren c_1a und c_2a von einem zweiten Innenästchen nai_1 aus, das bei normaler[2] Ausbildung von *nai* nur durch die vorerwähnte unbedeutende Anastomose zwischen *nai* und *nae* vertreten wird.

Der Nervenstamm *na* samt seinen Ästen liegt der Dorsalfläche sehr nahe und entsendet zu ihr, ebenso wie lateralwärts zahlreiche kleine Faserbündel.

Der zweite Nervenstamm (Seitennervenstamm *nl*) wendet sich rein seitwärts und innerviert die gesamten dorsalen Seitenpartien des Körpers vom vorderen bis zum hinteren Körperpole. Der Hauptstamm (*nl*) macht nach seinem Austritt eine leichte Biegung nach vorn und spaltet sich bald in zwei annähernd gleich starke Äste (*nla* und *nlp*).

Der eine, immerhin etwas schwächere Ast (*nla*) verläuft im Bogen nach vorwärts, jenes Gebiet innervierend, das vom Vorderstamm (*na*) noch übrig gelassen wurde. *nla* gibt seinerseits ein kleines Ästchen *nll* ab, das rein lateral gerichtet ist, außerdem eine Anzahl kleiner, zur dorsalen Körperwand herantretender Nerven, sowie Anastomosen zum Außenaste des Vordernervenstammes (*nae*) und deren zwei auch zum Randnerven (c_1lr_1, c_2lr_1).

Der andre Ast (*nlp*) verläuft in gerade entgegengesetzter Richtung, also caudal, und läßt sich auf eine viel bedeutendere Strecke hin verfolgen. Er endet etwa am Beginne der Caudallappen, wo er durch einzelne Faserzüge auch mit dem Randnerven und dessen Commissur c_2r_2 in Beziehung zu treten scheint. Er entsendet zahlreiche Äste zu den Randpartien des Körpers und steht durch eine größere Anzahl von Anastomosen, von denen die beiden stärksten c_1lr_2 und c_2lr_2 in das Schema eingezeichnet sind, mit dem Randnerven in Verbindung. Überdies ließ sich noch eine stärkere Anastomose *clp* mit dem Außenaste des Hinternervenstammes (*npe*) feststellen.

---

[1] Rechte Hälfte des Schemas Fig. 12.

[2] Linke Hälfte des Schemas Fig. 12.

Der dritte, der nach rückwärts verlaufende Stamm (Hinternervenstamm *np*) versorgt das dorsale Mittelfeld des Körpers.

Seine Verlaufsrichtung ist, abgesehen von einer leichten Auswärtskrümmung im Anfangsstück, gerade nach hinten gerichtet. Er bildet das Gegenstück zum Vordernervenstamm *na*, gabelt sich in wechselndem Abstande[1], selten noch im Bereiche der Austrittsstelle selbst[2], in zwei parallel verlaufende Äste (*npi*, *npe*).

Der Innenast *npi* ist stets der kürzere von den beiden und verschwindet bereits mit Beginn des letzten Körperdrittels, der äußere (*npe*) läßt sich aber stets bis zur Commissur c_1r_2 der beiden Randnerven verfolgen. Zwischen den beiden Innenästen *npi* bestehen mehrere Kommissuren, meist vier (c_1p, c_2p, c_3p, c_4p), von denen die dem Gehirn nächstgelegene (c_1p) die stärkste ist. Ansehnlichere Anastomosen zwischen den Ästen *npi* und *npe* gibt es drei, nämlich c_1p_1, c_2p_1 und c_3p_1, zwischen *npe* und *nlp* eine, nämlich *clp*.

Die beiden Äste *npi* und *npe* sind in ihren Anfangsteilen meist von annähernd gleichem Kaliber. In manchen Fällen dagegen ist der Innenast *npi* verhältnismäßig außerordentlich dünn, so daß er nur den Eindruck eines unbedeutenden Nebenästchens macht und der Charakter der Zweiteilung des Stammes *np* dadurch völlig in den Hintergrund tritt. Mark erwähnt diese Zweiteilung überhaupt nicht.

Der Vergleich der geschilderten Nervenstämme mit den Längsnerven des *Convoluta*-Typus nach Delage wäre wohl in der Weise durchzuführen, daß man den Hinternervenstamm *np*, bzw. dessen beide Äste *npi* und *npe* dem inneren, die Äste *nla* und *nlp* des Seitennervenstammes dem mittleren und $nr_1 + nr_2$ dem äußeren Längsnerven [Delage] (letzterer = Randnerv [Böhmig]) gleichzustellen hätte. Im wesentlichen stimmt dies auch mit den diesbezüglichen Ausführungen Marks ziemlich gut überein.

Völlig abweichend von Mark wäre nur die Auffassung betreffend des Wurzelgebietes der Randnerven (nr_1 und nr_2). Nach meinen Ausführungen wäre dasselbe in den Ventralpartien des Mediananglions zu suchen und die Faserzüge nm_2 und *nt* bildeten zugleich auch die Wurzeln der Randnerven.

Mark, der des Mediananglions und der Transversalstämme (*nt*) überhaupt keine Erwähnung tut, scheint die Anastomose des Randnerven mit seinem Nerven I (= Vordernervenstamm) am vorderen Körperende und die Anastomosen mit dem mittleren Längsnerven (etwa entsprechend $c_1 lr_2$) als Wurzeln des Randnerven anzusehen.

---

[1] Vgl. rechte Hälfte des Schemas Fig. 12.

[2] Vgl. linke Hälfte des Schemas Fig. 12.

Durch den Vordernervenstamm (*na*) und seine Verzweigungen (*nae*, *nai*, nai_1) dürfte eine den Frontalnerven völlig entsprechende Nervenentwicklung gegeben sein, und das zugehörige Wurzelgebiet in den vorderen und seitlichen Partien der Lateralganglien kann demgemäß, wie schon ausgeführt, als den Frontalganglien gleichwertig aufgefaßt werden.

Am günstigsten für die recht schwierige Verfolgung des Nervenverlaufes hat sich die Färbung der Schnittserien mit Hämatoxylin-Eosin und Apáthys Hämatein I A erwiesen.

Sinnesorgane.

Caudalfäden. Es kann nur auf das verwiesen werden, was schon an andrer Stelle (S. 458) über dieselben als mutmaßliche Organe des Tastsinnes ausgesagt wurde.

Augen. Augen fehlen. Die beiden verästelten Flecke neben der Statocyste in Marks Zeichnung (17) T. XXXI, Fig. 4, die als solche gedeutet wurden, stellen mit Sicherheit nur die beiden Lateralganglien dar.

Statocyste. Wie bei der Besprechung des Gehirns (S. 475) dargetan wurde, liegt die Statocyste mitten in der Substanz des Medianganglions. Im unbeschädigten Zustande besitzt sie nahezu Kugelgestalt mit vier kaum merklichen Abplattungen an den einander genau gegenüber liegenden Berührungsstellen der herantretenden Nerven.

Die Statocystenwand besteht aus zwei Schichten, einer äußeren, sehr dünnen, schwach färbbaren und schwierig sichtbaren Membran, die mitunter nicht ganz glatt, sondern etwas uneben erscheint und einer inneren, dickeren, gut färbbaren und deutlich doppelt konturierten von homogenem Aussehen. Dieser letzteren sind zwei kleine, ovale, lebhaft tingierbare Kerne zuzurechnen, die sich in der dorsalen Hälfte der Statocyste an der Wandmitte, symmetrisch zur Mittelebene gelegen, vorfinden. Jeden der beiden Kerne umschließt ein Hof von zartem, schwach färbbarem Plasma. Die Plasmareste erreichen aber nie eine derartige Ausdehnung, daß es zur gegenseitigen Berührung kommt, nie findet sich ferner als Verbindung eine zarte, ovale Plasmaplatte eingeschaltet, wie sie bei *Haplodiscus ovatus* Böhmig[1] vorliegt.

In diesen Kernen und den sie umgebenden Plasmahöfen dürfte man wohl die letzten Reste des zum Aufbau der Wandmembran nicht verbrauchten Protoplasmas der beiden Bildungszellen zu sehen haben. Anderseits ließe sich aber auch daran denken, sie als Sinneszellen aufzufassen. Dafür würde ihre auffällige, stets konstante Lage sprechen, sowie der Umstand, daß man sonstige bemerkenswerte Zellen in nächster Nähe der Statocyste, die man mit deren Innervation in Verbindung bringen könnte, — wie sie für andre Acölen beschrieben wurden —, bei *Polychoerus caudatus* völlig vermißt.

---

[1] Böhmig (2), S. 22.

Der Statolith besitzt die Gestalt einer dickwandigen Schüssel; er ist konvex-konkav, die konvexe Fläche gegen die Dorsal-, die konkave gegen die Ventralseite gekehrt. Letztere erscheint ebenso wie der freie Rand uneben. Der Statolith führt einen deutlich zweigeteilten Kern von Nierenform, der meist in der Mitte sich vorfindet, mitunter aber in bezug auf die Höhendimension auch etwas exzentrisch gelagert sein kann.

Während des Lebens umspült den Statolithen nach Mark[1] eine klare, manchmal leicht rötlich gefärbte Statolymphe. Über die Art der Befestigung des Statolithen fällt es schwer, sich ein abschließendes Urteil zu bilden. Es scheinen ähnliche Verhältnisse wie bei *Amphiscolops cinereus* [Graff][2] vorzuliegen, da sich von der ventralen Wand der Statocyste ein flaches Plasmapolster erhebt, dem der Statolith aufruht. Allerdings muß man auch hier mit der Möglichkeit von Gerinnungsprodukten der Statolymphe rechnen, einer Annahme, die noch dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß dieses Polster in manchen Fällen vermißt wurde. Unter den letztgenannten Verhältnissen scheint der Statolith direkt mit den Kerben seines freien Randes der Statocystenwand aufzusitzen. Aufhängevorrichtungen irgendwelcher Art ließen sich ebensowenig feststellen als die Durchbohrung der Statocystenwand durch Nervenfasern. Die vier vorher (S. 476) geschilderten Nervenfaserbündel (Textfigur, *ZF*) lassen sich sehr deutlich bis an die Statocystenwand verfolgen, die an den Berührungsstellen ihrer Rundung entbehrt, scheinen aber zugleich auch hier ihr Ende zu erreichen, da ihre Fortsetzungen weder in der Statocystenwand, noch innerhalb derselben wahrgenommen werden können.

Geschlechtsapparat.

Hoden. Die follikulären Hoden sind in zwei zur Mittelebene symmetrisch liegenden Seitenfeldern angeordnet, die in der Höhe des Gehirns beginnen, in leichtem Bogen nach rückwärts ziehen und sich bis gegen die weibliche Geschlechtsöffnung erstrecken. Die einzelnen Hodenfollikel besitzen birnförmige bis cylindrische Gestalt und sollen nach MARK[1] mit dem zugespitzten Ende nach innen und rückwärts gerichtet sein. Auf Grund von Schnittpräparaten scheinen aber die Spitzen der birnförmigen Follikel meist der Ventralseite zugewendet zu sein.

---

[1] Mark (17), S. 305.

[2] v. Graff (9), S. 10.

Zwischen den einzelnen Follikeln finden sich, zugleich der Abgrenzung und Fixation dienend, außerordentlich zarte Parenchymzüge vor, die mit der Vacuolenschicht des Randparenchyms in Verbindung stehen und wohl auch diesem zugerechnet werden dürfen (Fig. 4 und Fig. 9, *te*).

Bei geschlechtsreifen Tieren findet man die verschiedensten Entwicklungsstadien von Spermien nebeneinander vor, trotzdem war das Material für das Studium der Spermatogenese unzureichend und mußte hiervon Abstand genommen werden.

Die voll entwickelten, reifen Spermatozoen sind nach MARK[2], der sie im lebenden Zustande studierte, ungesäumt und erreichen eine Maximallänge von 350 μ. Am Vorderende findet sich eine bewegliche, zarte Geißel, die sich bis an die Grenze der Sichtbarkeit verfeinert und kürzer ist als der Schaft; ihre Länge beträgt nur ungefähr den sechsten bis achten Teil des ganzen Spermatozoons. Den größten Durchmesser besitzt der Samenfaden nahe dem Vorderende, knapp hinter Abgabe der Geißel; er spitzt sich nach vorn sehr rasch zu, während nach hinten die Verschmälerung sehr allmählich stattfindet und nie einen derartigen Grad erreicht wie vorn.

Mit eignen Wandungen ausgestattete Vasa deferentia fehlen bei *Polychoerus caudatus*. Es muß diese Tatsache ausdrücklich gegenüber dem von VERRILL[3] eingenommenen Standpunkt vertreten werden. Dagegen bestehen bei *Polychoerus caudatus*, meiner Ansicht nach, bestimmte, präformierte Parenchymlücken, durch die der Samen seinen Weg bis zum Begattungsorgan nimmt. Die Existenz einer Wandauskleidung wird mitunter durch Parenchymzellen mit platt gedrückten Kernen vorgetäuscht, ganz gleiche Verhältnisse finden sich aber auch an Vacuolenbegrenzungen. Beweiskräftiger gegen das Vorhandensein einer Wandung dürfte der Umstand sein, daß an vereinzelten Stellen nackte Parenchymmuskelfasern die Kanalbegrenzung darstellen.

Der Verlauf dieses samenableitenden Kanales, der bei geschlechtsreifen Tieren strotzend mit Sperma erfüllt ist, ist stets ein bestimmter, ein Moment, das entschieden zugunsten der Existenz eines präformierten Lückensystems spricht, denn in jedem andern Falle bliebe den Spermatozoen ein gewisser Spielraum in der Wahl ihrer Wege überlassen. Stets findet man sie nur in diesem Kanale, nie auch nur in der nächsten Umgebung desselben.

---

[1] MARK (17), S. 306.

[2] MARK (17), S. 307.

[3] VERRILL (21), S. 132.

Der Beginn dieser Lücken, für die der Einfachheit halber der Name Vasa deferentia beibehalten bleiben möge, liegt an der Innenseite der beiden Hodenfelder. In der Höhe des Mundes treten die Samenleiter bereits deutlich hervor, ihre volle Mächtigkeit erreichen sie aber selbstverständlich erst am Ende der Hodenbezirke. Sie verlaufen anfangs nahe der medioventralen Fläche der Hodenfelder, biegen alsdann, sich einander nähernd, gegen die Ventralseite und ziehen zunächst am Penis vorüber nach unten, um so dann durch eine nach oben und hinten gewendete Schleife zu demselben zurückzukehren und in die Dorsalfläche seiner Muskelmasse einzutreten.

Penis. Der breitbirnförmige, nahezu kugelige Penis (Fig. 7 u. 8), dessen Achse fast senkrecht zur Bauchfläche gestellt ist, erinnert in mancher Beziehung an den von *Amphiscolops langerhansi* [Graff][1]. Bemerkenswert müssen die Verschiedenheiten in der Ausbildung seiner distalen Partien genannt werden, denn bald liegt eine deutliche, wenn auch nur unansehnliche Penispapille vor, die in ein wohlausgeprägtes Antrum masculinum hineinragt (Fig. 7), bald scheint der Ductus ejaculatorius ganz unvermittelt an der Ventralfläche sich nach außen zu öffnen (Fig. 8), also Bilder, die mit gewisser Beschränkung bald dem von BÖHMIG[2] für die *Haplodiscus*-Arten gegebenen Penistypus B, bald dem Typus A entsprechen würden. Entfaltung und Verstreichen von Penispapille und Antrum scheinen bis zu einem gewissen Grade von dem Kontraktionszustande abzuhängen.

Das mit einem ziemlich platten Epithel ausgekleidete **Antrum masculinum** (Fig. 7, *Am*) bleibt, auch bei guter Ausbildung, stets klein und pflegt sich in seinen proximalen Anteilen zu einem trichterförmigen, die vorragende Penispapille umfassenden Gewölbe (Penistasche [GRAFF][3]) zu erweitern (*pt*). Während nun bei *Amphiscolops langerhansi* die Anheftung der Taschenwand an den Penis derart erfolgt, daß zwischen beiden nur seitlich und hinten ein Zwischenraum freibleibt, vorn ein Taschengewölbe aber fehlt, ist bei *Polychoerus caudatus* ein solches vorhanden, ja sogar höher als das hintere, wogegen die seitlichen nur sehr seicht ausgebildet erscheinen. Daß neben dieser typischen Ausbildung einer Penistasche (Fig. 7) alle Abstufungen vom Fehlen des einen oder andern Gewölbeanteiles bis zum völligen Verschwinden des Vorraumes (Fig. 8) gefunden werden können, erhellt aus dem eingangs Gesagten.

---

[1] v. GRAFF (10), S. 238.

[2] BÖHMIG (2), S. 24–27.

[3] v. GRAFF (10), S. 243 u. Taf. XII und (12), S. 1954.

Die äußeren, an das Parenchym angrenzenden Teile des Penis werden von einer ansehnlichen Muskelmasse (*pm_1*) gebildet, die sich aus konzentrisch angeordneten, in der Längs- und Querrichtung des Tieres verlaufenden Faserschichten zusammensetzt, von denen die ersteren an den Wandungen des Antrum masculinum inserieren. Das lockerste Gefüge der sich vielfach durchflechtenden Muskelzüge und damit auch die mächtigste Entfaltung der Wanddicke hat an der Vorder- und Rückseite des Penis statt.

Nach innen schließt sich eine auf ungefähr das untere Drittel beschränkte, mächtig entwickelte Ringmuskelschicht (Fig. 8, *pm_2*) an, die die Endabschnitte des Ductus ejaculatorius (*de*) zwingenartig umspannt. Merkwürdigerweise kann diese Schicht unter Umständen sehr in den Hintergrund treten; an ihrer Stelle finden sich dann vorwiegend Drüsensecrete und Drüsengänge (Fig. 7, *pdr*), deren Körper selbst noch großenteils außerhalb des Penis, aber in dessen nächster Umgebung gelegen sind. Diese auffallende Erscheinung dürfte darin ihre Erklärung finden, daß infolge von großen Mengen angehäuften Drüsensecretes die Muskeln im mikroskopischen Bilde sehr in den Hintergrund treten, während sie in dem zuerst erwähnten Falle bei mangelndem Drüsensecret sofort in die Augen springen.

Den restlichen, dorsalen Binnenraum des Penis erfüllt ein zartes, schwach färbbares, parenchymatöses Gewebe (*pap*) mit vereinzelten großen Kernen.

In der oberen Hälfte des Copulationsorgans fließen die beiden sogenannten Vasa deferentia, die, wie schon beschrieben, den Penis gabelförmig umgreifen und durch die Hinterwand seines oberen, blinden Endes eintreten, zu einer Art von Vesicula seminalis (*vs*) zusammen, die aber auch nur eine Lücke in dem hier befindlichen Parenchymgewebe darstellt.

Hier beginnt der von einem Epithel ausgekleidete Ductus ejaculatorius (*de*) und beschreibt innerhalb des parenchymatösen Penisteiles zwei parallel gelagerte Schlingen. Von jener Stelle an, an der der Ductus ejaculatorius in die mit *pm_2* bezeichnete Masse von Ringmuskeln eintritt, macht sich eine Veränderung des Epithels bemerkbar, insofern als die Zellen niederer werden und mit einem Besatze von zarten Cilien versehen scheinen (in den Figuren nicht eingezeichnet). Zwischen den Epithelzellen des Ductus ejaculatorius finden sich hin und wieder kleine, birnförmige Drüschen (*ddr*), die ihr Secret in das Lumen des Ganges ergießen.

Der Hauptunterschied gegenüber den bei den *Haplodiscus*-Arten bestehenden Penisformen liegt in dem vollständigen Fehlen einer eignen muskulösen Wandung des Ausspritzungsganges, so daß man von einem, in einem muskulösen »Penissacke« [GRAFF] (»Penistasche« [BÖHMIG]) aufgehangenen »Penisrohre« nicht sprechen kann.

Nach VERRILL[1] besitzt der vorgestoßene Penis die Gestalt eines leicht gebogenen, lang gestreckten Cylinders mit konischer Spitze. Der anatomische Bau des Organs läßt vermuten, daß das Hervortreten einer Penispapille wohl auf Rechnung einer Kontraktion der in den unteren Penisabschnitten so mächtig entwickelten, inneren Ringmuskulatur gesetzt werden darf. Im Anschluß an diesen Vorgang wird dann eine Kontraktion der äußeren Muskelschichten die Auspressung von Sperma und Drüsensecreten zu veranlassen haben.

Weibliche Gonaden. Im folgenden Abschnitte sei es versucht, über den merkwürdigen Bau und die Funktion der weiblichen Gonaden, über die schon verschiedene abweichende Mitteilungen vorliegen, Klarheit zu schaffen, zugleich einer der wichtigsten zu lösenden Fragen vorliegender Arbeit.

Bekanntlich geht die augenblicklich herrschende Auffassung dahin, in *Polychoerus caudatus* die einzige Acöle zu sehen, bei der eine strenge Scheidung der weiblichen Geschlechtsdrüsen in keimbereitende Germarien und dotterbereitende Vitellarien vorkommt. Inwieweit dem beigepflichtet werden kann, das möge an späterer Stelle, nach Wiedergabe der anatomischen Befunde, erörtert werden.

Tatsächlich lassen sich an der Geschlechtsdrüse zwei verschieden geartete Abschnitte (Fig. 9) ohne weiteres unterscheiden.

Die keimbereitenden Anteile, die Germarien oder Keimstöcke, (*ge*) nehmen ungefähr das mittlere Fünftel der Gesamtkörperlänge ein und stellen längliche Häufchen von Keimzellen dar, die in zwei symmetrisch zur Medianebene gelegenen Feldern die Mundöffnung in leichtem Bogen umspannen. Wenn MARK[2] angibt, daß sie beinahe so weit vorn beginnen als die Hoden, so trifft dies nicht ganz zu; ihr Anfang liegt wesentlich weiter rückwärts, auch besitzen sie einen merklich stärkeren Krümmungsradius als die sonst ganz ähnlich gelagerten Hodenfelder.

---

[1] VERRILL (21), S. 132.

[2] MARK (17), S. 307.

Topographisch liegen die gegen den Seitenrand sich abflachenden Germarien sehr nahe der Ventralfläche und sitzen direkt dem ventralen Randparenchym (*r_2p*) auf, seitlich und oben schließen sich die Hodenfelder (*te*) an, medialwärts das Verdauungsparenchym, rückwärts und oben die Dotterstöcke (*vi*). Diese letzteren reichen gewöhnlich weiter nach rückwärts als die Keimstöcke, und grenzen an die Wandungen der Bursa seminalis direkt an, während die Keimstöcke nur in seltenen Fällen eine derartige Ausdehnung erreichen.

Eine Hüllmembran fehlt den Germarien. Im Keimstocke, der Bildungsstätte der Geschlechtszellen, finden sich nur jüngere Eier (*gei*) vor, die jüngsten im vorderen, zugespitzten Ende.

Die viel massigeren Dotterstöcke (Vitellarien) (*vi*) beginnen in der Höhe der Mundöffnung und reichen, hier oft mehr als zwei Drittel der Gesamthöhe einnehmend, nach rückwärts bis an die Bursa seminalis heran, deren konvexer Krümmung sie sich durch eine konkave Aushöhlung anpassen. An ihrer Ventralseite findet sich die hintere Hälfte der Germarien vor, die, wie bereits erwähnt, mitunter sogar ebenfalls bis an die Bursa seminalis heranreichen können, ein Moment, das bei der Gardinerschen[1] Auffassung des Vitellars als Oviduct nicht aus dem Auge gelassen werden darf, denn es besagt, daß es sich nicht lediglich um eine Hintereinander-, sondern auch um eine Neben-, bzw. Übereinanderlagerung von Germar und Vitellar handelt (vgl. Fig. 9). Die noch übrig bleibenden Begrenzungen bilden lateralwärts die Hodenfelder, oben und innen das verdauende Parenchym.

Eine Dickenzunahme der Dotterstöcke findet von vorn nach rückwärts statt, desgleichen von der Außenseite gegen die Mitte. Die vordere, gegen das Centralparenchym gekehrte Fläche ist fast eben, die hintere, wie schon erwähnt, konkav, die innere bei Anwesenheit zahlreicher weit entwickelter Eier etwas aufgetrieben, oft fast bis zur Berührung mit dem entsprechenden Organ der Gegenseite.

Einer distinkten Hüllmembran entbehren die Vitellarien; sie werden nur von einem, mit dem Randparenchym zusammenhängenden, zarten und engmaschigen Parenchymgewebe umgeben, das auch in spärlichen Zügen in diese Organe selbst eindringt. Dieses Parenchymmaschenwerk an der Peripherie der Vitellarien ist wohl fälschlich als eine eigne Dotterstockmembran gedeutet worden. Dadurch kommt es, daß das Vitellar sich nicht als scharf umgrenzter Sack abheben kann, sondern an den Berührungsflächen mit dem Germar sich diesem auf das innigste anschließt. Schon durch die Festlegung dieser anatomischen Tatsachen allein scheint ein Fingerzeig für die Beantwortung der noch offenen Frage gegeben, auf welche Weise nämlich die Einwanderung der Eier in das Vitellar stattfindet. Wäre eine Dotterstockmembran vorhanden, so müßte ein Gang oder zu mindest eine Öffnung in der Membran die Überleitung ermöglichen, bei den gegebenen Verhältnissen steht aber einem allmählichen, direkten Übertreten kein Hindernis entgegen, und tatsächlich kann man diesen Vorgang aus den Präparaten mit Sicherheit erschließen.

---

[1] Gardiner (6), S. 79.

Die Eier, die im Begriffe sind, den Keimstock zu verlassen, besitzen eine eigentümlich gelappte Form ihres Plasmaleibes, sie scheinen geradezu pseudopodienartige Fortsätze zu bilden, so daß ein aktives Wandern in den Dotterstöcken durchaus nicht ausgeschlossen erscheint, anderseits könnte aber auch ein passives Hineingedrücktwerden statthaben. Das Übertreten der Eier kann längs der ganzen Berührungsfläche zwischen Keim- und Dotterstock stattfinden, am häufigsten aber vom hintersten Teile des Germars aus.

Die Vitellarien bestehen aus annähernd cylindrischen Zellen, die vielfach zu Verschmelzungen neigen und sich mit Eosin lebhaft tingieren. Die exzentrisch gelegenen, ovalen, granulierten und schwach färbbaren Kerne besitzen deutliche Kernkörperchen.

Die Wachstums- und Reifungserscheinungen der Eier sind von Gardiner[1] in ausführlicher Weise bereits behandelt worden. Es sei gestattet, nur einige Ergänzungen hinzuzufügen. Ganz ähnliche Ergebnisse mit Rücksicht auf das Tinktionsvermögen von Germar- und Vitellareiern, wie sie Gardiner durch Lithionkarmin und Lyons-Blau erhalten hat, geben auch Hämatoxylin-Eosinfärbungen.

Die jüngsten Eier an der Spitze der Germarien zeigen einen relativ kleinen, bei der angegebenen Tinktion tiefblau gefärbten Plasmaleib und einen ebenfalls intensiv färbbaren fast homogenen Kern.

In dem sich anschließenden weiteren Stadium (Fig. 9, *gei*) läßt der Kern (nu_1) eine bedeutende Größenzunahme erkennen: er macht jetzt allein die Hälfte der ganzen Zelle aus. Zugleich hat auch sein Tinktionsvermögen bedeutend abgenommen. Das Chromatin erscheint jetzt in dem auffallend hellgewordenen Nucleus in Form eines Netzes angeordnet, und ein intensiv färbbarer, kugeliger Nucleolus (no_1), der in den früheren Stadien nicht deutlich erkennbar war, tritt jetzt in dessen Centrum scharf hervor, häufig umgeben von einer schmalen, ungefärbten und leeren Zone, die ich für ein Kunstprodukt halte. Gardiners Angabe über das Vorhandensein eines Nucleololus kann ich nicht beipflichten, das aber, was er dafür gehalten haben dürfte, ist allem Anschein nach eine centrale Vacuole, die sich fast stets im Nucleolus vorfindet. Vacuolen, exzentrisch gelegen, finden sich nicht selten im Nucleus vor, desgleichen auch im Protoplasma (p_1), hier mitunter in so großer Anzahl, daß der ganze Zellleib eine wabige Struktur zu besitzen scheint; inwieweit letztere Erscheinung auf Rechnung postmortaler Veränderungen zu setzen ist, bleibe dahingestellt.

---

[1] Gardiner (6), S. 79.

Besaß das Ei bisher eine nahezu kugelige Gestalt, so beginnt mit dem Herannahen des Übertrittes in das Vitellar, sei es nun auf aktivem oder passivem Wege, die Deformierung des Plasmakörpers und das Ausstrecken pseudopodienartiger Fortsätze (Fig. 9). Dieser Vorgang steigert sich dann im Vitellar oft derart, daß die Grenzen der Eier gegenüber den Dottermassen kaum mehr festzuhalten sind. Zugleich findet eine außerordentlich lebhafte direkte Aufnahme und Inkorporation der Dotterkörnchen von seiten des Eiplasmas statt, also eine aktive Tätigkeit des letzteren im Gegensatz zu der sonst meist statthabenden indirekten Ernährung durch Osmose, wobei sich die Dotterzellen mantelförmig an die mit einer Membran versehenen Eier anlegen; in andern Fällen kann sogar wie bei gewissen Rotatorien[1], — die schon an und für sich wegen der Ausbildung getrennter Germarien und Vitellarien oder Germo-Vitellarien einen Vergleich interessant erscheinen lassen, — überdies noch eine distinkte, trennende Dotterstockmembran zwischen die Eier und die Dotterzellen eingeschaltet sein.

Von dem Moment der Dotterinkorporation an verliert der Plasmaleib (p_2) sein Färbungsvermögen für Hämatoxylin wie für Lithionkarmin und wird gleich dem der Dotterzellen eosinophil, so daß jetzt der Kern (nu_2), im Gegensatz zu den früheren Stadien, als das stärker färbbare Element hervortritt.

Den weiteren Gardinerschen Beobachtungen über die Veränderungen des Kernes, wie über den Ersatz des Chromatinnetzes durch Granula und über die Umformung des Nucleolus (no_2) in ein hufeisenförmiges Gebilde, ist nicht viel hinzuzufügen, es wäre denn die Feststellung, daß diese Umformungen mitunter schon im Keimstock stattfinden können.

Die typische Nucleolusform des jungen, im Vitellar befindlichen Keimes (*vei*) ist die einer hufeisenförmigen Schlinge mit rosenkranzähnlichen Anschwellungen. Seltener kommen unregelmäßigere Bildungen, wie geschlängelte Bänder und dergleichen vor. Die Lage des Nucleolus im Nucleus ist eine ziemlich centrale, bezüglich der Anordnung der Hufeisenschenkel im Raume scheint keine besondere Gesetzmäßigkeit zu herrschen. Die weiteren Veränderungen, durch welche die Eizelle der Reifung entgegengeht und die zur Bildung der Richtungskörper führen, vollziehen sich ganz nach **Gardiners**[1] Angaben.

---

[1] Genus *Callidina*, s. Zelinka (22), S. 124.

In der nachfolgenden Zusammenstellung sei eine Übersicht der verschiedenartigen Auffassungen über die weiblichen Gonaden von *Polychoerus caudatus* gegeben, wie sie bei den einzelnen Autoren vorkommen.

Mark[2] beschreibt und bezeichnet sie als »Ovarien«, hebt aber als wesentlich die Ausbildung eines besonders differenzierten, dorsal gelegenen Abschnittes an diesem Organ hervor, der bestimmt ist, die Eier zum Reifen und Heranwachsen zu bringen. (»Differentiated portion of the ovary«.)

Verrill[3] spricht desgleichen von sackförmigen »Ovarien«.

Gardiner[4] war der erste, der die Unterschiede zwischen den keim- und dotterbereitenden Abschnitten ausdrücklich hervorhob. Er bezeichnete die ersteren als »Ovarien«, die letzteren aber als »differenzierte Teile der Oviducte«, weil diese erweiterten und mit Nahrungsmaterial erfüllten Teile, die für die Aufnahme der Eier bestimmt seien, zwischen den eigentlichen Ovarien und der weiblichen Genitalöffnung eingeschaltet erschienen. (Differentiated portion of the oviduct: vitellaria.)

Graff[5] betont die Wichtigkeit dieser **Gardiner**schen Befunde insofern als *Polychoerus caudatus* im Bau der weiblichen Geschlechtsdrüsen einen bisher für die Acöla neuen Typus darbiete, da eine Scheidung der Ovarien (Eierstöcke) in »Germarien (Keimstöcke)« und »Vitellarien (Dotterstöcke)« vorliege.

Der **Gardiner**schen Auffassung der Vitellarien als differenzierter Oviductanteile sei nach **Graff** aber entgegenzuhalten, »daß die Vitellarien von einer Membran umgeben sind, während die Keimlager einer solchen entbehren« — eines Momentes, dem allerdings nicht allzu große prinzipielle Bedeutung beizumessen sei — »wie es denn überhaupt noch fraglich ist, wie die Keimzellen (»Ovarialeier«) in das Vitellarium hineingelangen. Wären die keim- und dotterbereitenden Teile des weiblichen Apparates von einer gemeinsamen Hüllmembran umschlossen, dann müßten wir sie als Keimdotterstöcke (Germo-Vitellarien) bezeichnen, dem derzeitigen Stande unsrer Kenntnisse scheint aber besser Rechnung getragen, wenn wir hier von einer Differenzierung des Ovariums in Germarien und Vitellarien sprechen, welche gegenüber andern mit getrennten Keim- und Dotterstöcken versehenen Turbellarien nur die Besonderheit darbieten, daß beiderlei Teile nicht neben, sondern hintereinander liegen, so daß der Dotterstock gleichzeitig die Funktion eines Oviductes übernehmen konnte[1].«

---

[1] **Gardiner** (6), S. 83.

[2] **Mark** (17), S. 307.

[3] **Verrill** (21), S. 132.

[4] **Gardiner** (6), S. 79.

[5] v. **Graff** (10), S. 214 u. (12), S. 1959.

Durch die vorausgegangenen Ausführungen wurde dargelegt, daß sowohl die Germarien als auch die Vitellarien einer distinkten Hüllmembran entbehren, an ihren Berührungsflächen aber in so innige gegenseitige Beziehungen treten, daß man sie in gewisser Beziehung wohl als ein Ganzes auffassen darf. Ich möchte daher die weiblichen Gonaden als »Germo-Vitellarien« charakterisieren, obwohl eine gemeinsame, die beiden Anteile umfassende Membran fehlt, die nur in gewisser Beziehung durch konzentrisch angeordnete, umspannende Parenchymzüge funktionell ersetzt wird. Keineswegs kann aber dieser Umstand, besonders wenn man in Berücksichtigung zieht, daß nach der ganzen Organisation von *Polychoerus caudatus* auch sonst nirgends distinkte membranöse Organhüllen auftreten, imstande sein, an der engen anatomischen wie physiologischen Zusammengehörigkeit der beiden Teile der weiblichen Geschlechtsdrüse viel zu ändern.

Der Gardinerschen Deutung der Vitellarien als Oviductanteilen kann ich keineswegs beipflichten. Wie gezeigt wurde, stellen die Vitellarien nicht bloß eine Fortsetzung der Germarien nach rückwärts dar, sondern überlagern auch die letzteren in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung. Die Rolle, welche die Vitellarien bei der Eientwicklung zu übernehmen haben, machen sie zu wichtigen Anhangsgebilden der Geschlechtsdrüse und nicht zu Bestandteilen der Ausführungswege.

Bursa seminalis. Die blasige, ansehnliche Bursa seminalis (Fig. 10) besitzt eine nierenförmige Gestalt. Die Längsachse des seine konvexe Krümmung nach vorn, seine Konkavität nach hinten kehrenden Gebildes erscheint zu der des ganzen Körpers quergelagert, die Höhenachse etwas von vorn nach hinten oben geneigt. Die in der entsprechenden Körperregion das mittlere Drittel der Breiten- und beinahe die ganze Höhenausdehnung einnehmende Bursa seminalis schließt sich mit ihrer Vorder-, zum Teil auch mit ihrer Außen- und Unterseite innig an die Endabschnitte der Germo-Vitellarien (*ge*, *vi*) und die als Oviducte fungierenden Parenchymlücken (*od*) an.

---

[1] v. Graff (10), S. 214—215.

Die Wandung, die auch hier kaum den Charakter einer Membran besitzt, besteht aus Parenchymgewebe und Muskelfasern. Eine Epithelauskleidung scheint nach den mir vorliegenden Präparaten ebenso zu fehlen wie Drüsen, die in Beziehung zur Bursawand stehen.

Innerhalb der Hülle findet sich, sofern die bei weitem überwiegenden Centralpartien in Betracht kommen, ein einheitlicher Binnenraum, nur an den Rändern ziehen teils strang-, teils flächenförmige muskulöse Septen von der Dorsalseite zur ventralen Wand und schnüren, auf diese Weise mehr oder minder vollkommen abgegrenzt, kleine Seitentaschen (Fig. 10, links) von dem die Mittelpartien einnehmenden Hauptsacke ab, mit dem sie aber stets in offener Verbindung bleiben. Die Abgangsstellen dieser Septen machen sich auch meist schon bei Betrachtung der Außenfläche der Bursa seminalis als leichte Einziehungen bemerkbar.

Das Innere der Bursa seminalis wird von einer zart granulierten oder feinstwabigen Plasmamasse (*bs*) von schwachem Färbungsvermögen erfüllt, die, unregelmäßig zerstreut, schwach tingierbare und granulierte Kerne von runder bis ovaler Gestalt und beträchtlicher Größe (bis zu 8 μ) enthält. Diese Plasmamasse läßt Zellgrenzen absolut nicht erkennen; man wird kaum fehlgehen, wenn man sie sich durch Veränderung eines ursprünglich vorhandenen Wandungsepithels entstanden vorstellt.

Innerhalb dieses Syncytiums finden sich Vacuolen (*br*) vor, die wohl die Reste des Bursalumens darstellen und Spermamassen (*sp*) enthalten. Meistens handelt es sich um einen großen derartigen Spermaballen, selten um zwei oder mehrere, die durch Syncytialgewebe voneinander getrennt werden. Feine Spermastränge verbinden diese Hauptballen mit kleineren, die vielfach den chitinösen Mundstücken direkt aufsitzen (Fig. 11, *sp*).

Bemerkenswert ist es, daß der Bau der Bursa seminalis von *Polychoerus caudatus* von dem einer so nahestehenden Form, wie es *Amphiscolops langerhansi* (Graff) ist, bereits erheblich abweicht. Bei dieser Art besteht die Bursawandung aus einem, in seinen Maschen zahlreiche Drüsenzellen bergenden Muskelfilz, an den sich nach innen ein Plattenepithel anschließt, während das Bursalumen von dem körnigen Secret dieser Drüsen und den von diesem umschlossenen Spermamassen erfüllt wird[1].

---

[1] v. GRAFF (10), S. 240 und (12), S. 1963.

An der Ventralfläche der Bursa seminalis von *Polychoerus caudatus*, zum Teil auch noch an den anschließenden Umbiegungsstellen, finden sich die die chitinösen Mundstücke enthaltenden Ausstülpungen der Bursawand (Fig. 10), die aber nie so schlank und weit vorragend beobachtet werden, wie die entsprechenden warzenartigen Aussackungen bei *Amphiscolops langerhansi* [Graff].

Die chitinösen Mundstücke (*ch*) können in sehr wechselnder Anzahl vorhanden sein, nach Mark[1] ein Maßstab für das Alter des Tieres. Die Zahlen wechseln zwischen 6—50; am häufigsten sind laut Verrill[2] 11—15 vorhanden. Der feinere Bau der Mundstücke, die eine Länge bis zu 50 μ und einen Durchmesser bis zu 4 μ haben können, gleicht im wesentlichen dem, der von andern Formen bekannt ist. Jedes derselben besteht aus einem von einem feinen Kanal durchbohrten Centralteil (Fig. 11, *chz*) und dem umgebenden Matrixgewebe (*mal*, *mag*).

Den Centralteil bildet ein cylindrisches, geringeltes Rohr, das meist gerade, seltener leicht gekrümmt ist und dessen Querdurchmesser von oben nach unten abnimmt. Das Rohr, das — wie für die Acölen allgemein angenommen wird — aus chitinöser Substanz besteht und sich mit Eosin lebhaft rot färbt, setzt sich seinerseits wieder aus kleinen, schüsselförmigen Platten zusammen, die mit der Aushöhlung nach unten ineinander geschachtelt erscheinen und so den Eindruck der Ringelung hervorrufen. Die Gesamtheit dieser Plättchen wird durchsetzt von dem Centralkanal.

Da die Anordnung der Mundstücke eine derartige ist, daß sie sämtlich von der Unterseite der Bursa gegen das Parenchym der Ventralseite, bzw. gegen die als Oviducte fungierenden Lückensysteme gerichtet sind, so liegt das weitere Ende noch innerhalb der Bursa (*bs*), das engere schon am oder im ventralen Randparenchym (r_2p). An dem weiteren, centralen Ende der Mundstücke findet sich bei den meisten Acölen ein Drüsenkranz, bei *Polychoerus caudatus* hingegen lassen sich Drüsenzellen nicht sicher stellen. An ihrer Stelle findet sich nur eine ansehnliche kugelige, nicht mehr chitinöse Auftreibung des Centralkanals (*bu*), die, unter Umständen ausgebaucht, noch über den Anfangsteil des chitinösen Rohres tütenförmig überhängen kann. An günstigen Präparaten läßt sich von dieser Auftreibung aus in centraler Richtung noch auf ein gut Stück ein fein konturiertes Röhrchen in den anlagernden Spermaballen (*sp*) hinein verfolgen.

---

[1] Mark (17), S. 308.

[2] Verrill (21), S. 132.

Am peripheren Ende des Mundstückes geht mit der Abnahme des Kalibers auch eine solche des chitinösen Charakters Hand in Hand, die Eosinfärbung wird immer schwächer, die Ringelung verschwindet allmählich und macht dem mehr granulierten Charakter des Matrixgewebes Platz. In dieser Region endet nun der Centralkanal, nachdem er eine beträchtliche Verengung durchgemacht, in einer weiten birnförmigen Endblase (*eb*), umgeben von einer dicht gedrängten Reihe von Kernen, unter denen sich gleich die noch zu erwähnenden großen Vacuolen (*od*) vorfinden.

Nach außen schließt sich dem Centralteil eines jeden Mundstückes eine Schicht von hellen, lamellös angeordneten, dünnen Plättchen (*mal*) an, die gewöhnlich als Matrix des Mundstückes bezeichnet wird. Ich möchte diesen Namen aber der nächstfolgenden Schicht (*mag*) vorbehalten, denn die Lamellenschicht (*mal*) stellt meiner Anschauung nach kein Matrixgewebe dar, sondern ist wie der Centralteil des Mundstückes ein Produkt desselben.

Diese Lamellen, deren je eine einem Ringel des Centralteiles entspricht, bilden nicht genau deren Fortsetzung in bezug auf ihre Wölbung. Im Gegenteil, sie ziehen fast gerade seitwärts oder bekunden sogar, besonders in ihren peripheren Anteilen, eine Neigung zu einer Krümmung in entgegengesetzter Richtung.

Zwischen diesen Lamellen fallen mitunter unregelmäßig angeordnete, kleine Kügelchen auf, die sich mit Eosin außerordentlich intensiv färben, während die Lamellen selbst fast farblos bleiben und das sich an diese anschließende, kernführende Matrixgewebe Hämatoxylinfärbung zeigt. Diese Kügelchen dürften chitinöses Bildungsmaterial darstellen, das zu dem Centralteil befördert wird, denn gerade dort, wo diese Anlagerung der Körnchen beobachtet wird, erscheint letzterer im leuchtendsten Rot.

Die Lamellenschicht (*mal*) umgibt ein Gewebe von feingranuliertem Charakter (*mag*), das jedenfalls die Matrix des ganzen Mundstückes darstellt. Zellgrenzen lassen sich innerhalb desselben nicht wahrnehmen. Hier finden sich auch noch die Kerne der ursprünglichen Bildungszellen vor, die zum Mundstück eine regelmäßige, cylindermantelähnliche Anordnung aufweisen.

Die runde weibliche Geschlechtsöffnung findet sich nicht direkt unter der Bursa seminalis, sondern etwas hinter derselben. Eine lange, cylindrische Vagina, die in ihrem Habitus vielfach an das Pharyngealrohr erinnert und sich wie dieses als Integumenteinstülpung darstellt, vermittelt die Verbindung mit dem Lumen der Bursa seminalis, indem sie, schräg aufsteigend, deren Hinterwand durchbricht. Außerordentlich zahlreiche, regelmäßig angeordnete Kerne finden sich im gesamten Verlaufe des Vaginalrohres vor.

Ausführungswege. Gardiner[1] beschreibt deutlich ausgeprägte, paarig angeordnete Oviducte, die sich im Bogen hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung zu einem kurzen gemeinsamen Endstücke vereinen, das dann durch die Geschlechtsöffnung nach außen mündet. Den Anfangsteil der Oviducte würden die Vitellarien bilden.

Diese Angaben können nicht bestätigt werden, denn Anhaltspunkte für einen derartigen Bau, der für eine digonopore Acöle vereinzelt dastehen würde, ließen sich in keinem der zur Verfügung stehenden Präparate auffinden. Dagegen erinnern die Verhältnisse vielfach an *Amphiscolops langerhansi* [Graff] wie sie Graff[2] beschreibt: unzweifelhaftes Fehlen eines typischen Oviductes, desgleichen einer die Eier aufnehmenden inneren Öffnung der Bursa seminalis.

Auffallend erschienen mir dagegen zwei konvergierende Reihen großer Vacuolen, die an der Ventralseite der Germo-Vitellarien beginnen und unter der Bursa seminalis bis zur weiblichen Geschlechtsöffnung sich hinziehen (Fig. 10 u. 11, *od*). Diese Vacuolensysteme, die höchstwahrscheinlich bei der Eiablage eine wichtige Rolle spielen, bilden das Gegenstück zu jenen, die als Vasa deferentia bezeichnet wurden, und sind als präformierte Parenchymlücken ohne specifische, epitheliale Auskleidung aufzufassen.

Den Weg des wandernden Eies hätte man sich daher etwa folgendermaßen vorzustellen. Vom Keimcentrum im vordersten Teile des Germar aus rückt dasselbe mit zunehmendem Wachstum langsam nach rückwärts, steigt dann in das Vitellar auf, um hier die schon beschriebenen Veränderungen durchzumachen und nach erlangter Reife dieses an seinem hinteren unteren Ende wieder zu verlassen. Hier bewegt es sich nun in der Richtung des geringsten Widerstandes weiter, und das sind die geschilderten Vacuolensysteme. Zum Teil dürften deren Wandungen unter dem Drucke des andrängenden Eies ohne weiteres nachgeben und sich erweitern, zum Teil mögen, so besonders an den zarten Zwischenwänden, Zerreißungen geringen Grades erfolgen.

In der Region der Bursa seminalis findet die Befruchtung durch Spermaabgabe von seiten der Mundstücke statt, und hierauf erfolgt die Ausstoßung durch die weibliche Genitalöffnung, nicht etwa durch Platzen der Körperwand. Diese Behauptung stützt sich auf tatsächliche

---

[1] Gardiner (6). S. 79.

[2] v. Graff (10). S. 239.

Beobachtungen Gardiners[1]; weiter wird auch angegeben, daß die Eiablage auf einmal erfolge. Vielleicht liegt hierin ein Fingerzeig für die Ausbildung so vieler Mundstücke, denn nur auf diese Weise wird es möglich, beim plötzlichen Durchtritt zahlreicher Eier in rascher und genügender Weise von den verschiedensten Seiten Sperma zuzuführen.

Gleich Mark[2] gelang es auch mir nie, am distalen Ende der Mundstücke, im angrenzenden Parenchym oder innerhalb der Vacuolen ausgetretene Spermatozoen, den Eiern entgegen wandernd, aufzufinden. Dieser Umstand spricht wieder, in Übereinstimmung mit der Vielheit der Bursamundstücke, für eine plötzliche Samenabgabe von seiten der Bursa seminalis durch all die Mundstücke, hervorgerufen vielleicht durch Chemotaxis oder einen irgendwie gearteten mechanischen Reiz in dem Augenblicke, da die Eimassen die vorgebildeten Parenchymlücken passieren.

Die Größe der Eier läßt allerdings eine rasche Fortbewegung durch die engen Lückenräume ohne weitgehende Zerreißungen nicht wahrscheinlich erscheinen, und in diesem Falle scheint wieder die Vielzahl der Mundstücke überflüssig. Eine Erklärung dafür könnte man dann nur darin suchen, daß die relativ großen Spermien bei der Enge des Centralkanals diesen nur sehr langsam passieren können und daß nur durch die große Anzahl der Mundstücke halbwegs Gewähr für eine sichere Befruchtung der durchtretenden Eier geleistet zu sein scheint.

Wenn es auch zweifellos ist, daß die Bursamundstücke, die sämtlich ihr verschmälertes Ende und damit die Mündung des Centralkanals dem ventralen Parenchym und den geschilderten Vacuolenketten zukehren, bei der Besamung der Eier eine wesentliche Rolle spielen, so bleiben doch Einzelheiten des Vorganges, wie gesagt, noch immer recht unklar. Keinesfalls wird man aber der Meinung Gardiners[3], daß die Mundstücke dazu dienen sollen, das Sperma an einer beliebigen Stelle des Integumentes in den Körper eines andern Tieres zu übertragen (hypodermic impregnation), zustimmen können.

Wie Graff[4] ausführt, ist nach dem Bau der Bursa seminalis ein derartiger Vorgang kaum vorstellbar. Selbst wenn man die Möglichkeit einer Vorstülpung der Bursa seminalis annähme, so würden dabei nicht die für einen derartigen Akt einzig in Betracht kommenden Spitzen der Mundstücke, sondern bloß deren stumpfe Basalteile nach außen gekehrt werden. Dabei führe GARDINERS Annahme zu der theoretisch kaum zulässigen Schlußfolgerung, »daß bei *Polychoerus caudatus* zur Befruchtung der Eier drei Individuen notwendig wären: das Individuum (*A*), welches vermittels seines Penis einem zweiten (*B*) die Bursa seminalis mit Sperma füllt, und ein drittes (*C*), an welchem von dem zweiten (*B*) die »hypodermic impregnation« vollzogen wird!«

---

[1] Gardiner (5), S. 155.

[2] Mark (17), S. 308.

[3] Gardiner (6), S. 74.

[4] v. Graff (12), S. 1965.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte.

Unter dem zur Verfügung stehenden Materiale befanden sich auch sehr junge Tiere und es seien einige aus den diesbezüglichen Schnittserien gewonnene Befunde hier wiedergegeben.

Das jüngste Tier, das eine Gesamtkörperlänge[1] von 588 μ aufwies, zeigte noch keine Spur von Anlagen der Geschlechtsorgane. Es findet sich ausschließlich nur Parenchym- und Nervengewebe vor.

Das Parenchym unterscheidet sich in mancher Beziehung von dem erwachsener Tiere: es ist in seinem Aufbau sehr zart, aber auch noch wenig differenziert und läßt Unterschiede zwischen einem Rand- und Centralparenchym in keiner Weise erkennen. Massenhafte Kernanhäufungen, besonders an der Ventralseite, beherrschen das Bild (Fig. 5). Die Kerne sind teils von homogenem, teils von fein- bis grob granuliertem Aussehen; sie lassen aber nirgends mit voller Sicherheit einen eignen, wohlumgrenzten Plasmaleib und damit die Zugehörigkeit zu einer freien Bindegewebszelle erkennen. Möglicherweise wird das aber nur auf Rechnung der Konservierung des so überaus zarten Tieres zu setzen sein. Das gesamte Stützparenchym zeigt dorsoventrale Anordnung und schließt zwischen kegelförmigen, der Ventralseite mit verbreiteter Basis aufsitzenden Pfeilern mächtige Vacuolen ein. Die Spitzen dieser durch Muskelfasern verstärkten Parenchymzapfen verbinden sich mit dem sehr dürftigen Parenchymbelage der dorsalen Körperwand.

Deutlich geschieden dagegen vom Stützparenchym zeigt sich das verdauende Parenchym, ein Beweis für dessen verschiedene Genese. Der Charakter dieses Gewebes ist nicht wesentlich anders als in späteren Stadien, nur die Anordnung, und davon abhängig die Gesamtkörperform zeigt insofern Abweichungen, als sich der Verdauungsraum nicht zu einer dorsalen mächtigen Ausbauchung erweitert, sondern sich in weiterer Ausdehnung als dies bei erwachsenen Tieren der Fall ist, gegen die beiden Körperenden hin erstreckt.

---

[1] Gesamtlänge eines erwachsenen Tieres etwa 4000 μ.

Die deutlich hervortretenden Nervenstränge und Ganglien entbehren besonders hervorzuhebender Eigentümlichkeiten.

Bei Tieren der nächsten Altersstufe von 910—1190 μ Gesamtkörperlänge hat das Parenchym bereits völlig den bei erwachsenen Tieren herrschenden Charakter angenommen. Im ventralen Randparenchym lassen sich massenhaft freie Bindegewebszellen feststellen.

Von den dem Genitalapparate zugehörigen Organen haben sich bereits die Hoden, die Germarabschnitte der Germo-Vitellarien und die Penisanlage vorgebildet.

Im Bereiche der nachmaligen Hodenfelder finden sich, zwischen die Züge des Centralparenchyms spärlich eingestreut, zum Teil in Teilung begriffene Zellen mit großen granulierten Kernen, die als die Anlage der Hodenfollikel anzusprechen sind.

Da für die Acölen protandrischer Hermaphroditismus als Regel angesehen wird, so setzt die relativ weit vorgeschrittene Germarentwicklung in diesen frühen Stadien, — einer Entwicklungsstufe, die jedenfalls der der Hoden gleichkommt, wenn nicht sogar ihr vorauseilt —, einigermaßen in Verwunderung. In den als schmale Bänder der Ventralseite aufsitzenden Germarien, — von einem Vitellaranteil ist noch keine Spur wahrzunehmen —, finden sich nämlich vereinzelt schon Eier vor, deren nucleolusführende blasse Kerne bereits die Hälfte der Zelle einnehmen (vgl. S. 491).

Die Penisanlage wird von einer ziemlich scharf umschriebenen Gewebsverdichtung des ventralen Randparenchyms gebildet, die sich durch ihren Kernreichtum auszeichnet. Die später so mächtig hervortretenden Muskelzüge fehlen noch vollständig; desgleichen vermißt man auch noch jedwede Andeutung einer männlichen Geschlechtsöffnung, da das Integument ununterbrochen unter dieser Penisanlage hinzieht.

Biologische Bemerkungen.

Polychoerus caudatus gehört der nearktischen marinen Fauna an und ist, gleich den meisten übrigen Acölen, ein ausgesprochenes Litoraltier.

Von Mark[1] wurde es im Küstengebiete von Massachussetts (Nashon, Hadley Harbor), von Gardiner[2] in Woods Hole Harbor und Hadley Harbor, von Verrill[3] in Great Egg Harbor, N. J.; o Casco Bay, Me.; New Haven Harbor, Noank, Conn.; Newport, R. J.; Woods Hole, Mass.;

---

[1] Mark (17), S. 298.

[2] Gardiner (5), S. 155.

[3] Verrill (21), S. 133.

Quahog Bay, Me., von Graff[1] bei Woods Hole auf Ulven und Seegras mitunter in großer Individuenanzahl in der Gezeitenzone angetroffen. Sandgrund mit Zostera-Vegetation scheint bevorzugt, woselbst sich die augenlosen, negativ heliotropischen Tiere mit Vorliebe unter Muschelschalen und größeren Steinchen aufzuhalten pflegen.

Die Nahrung der gefräßigen und räuberischen Acöle besteht in überwiegender Menge aus kleineren Krebsen (Copepoden), mit welchen das Innere des centralen, vorgebuckelten Teiles oft ganz voll gepfropft erscheint (Fig. 4). Daneben trifft man auch vereinzelt Algenfäden an. Selten ist es eine einzige große Nahrungsvacuole des verdauenden Parenchyms, die diese Freßkörper enthält, meistens grenzen zarte Parenchymbänder eine Mehrheit von solchen innerhalb des verdauenden Parenchyms ab.

Symbiotische Algen, die so viele Acoela beherbergen und die (Zooxanthellen) für den nahestehenden *Amphiscolops langerhansi* [Graff] so charakteristisch sind, scheinen völlig zu fehlen.

Graz, im Mai 1909.

Literaturverzeichnis.

1. St. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. 3) Über die Methoden der färberischen Differenzierung der Neurofibrillen. B. Die Tinktion des konservierten Objekts mit Hämateinlösung I A. Mitteil. aus der Zool. Station zu Neapel Bd. XII. Berlin 1897. S. 712.
2. L. Böhmig, Die Turbellaria acoela der Plancton-Expedition. Ergebnisse der Plancton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. II, H. g. Kiel und Leipzig 1895. 48 S., 3 Taf.
3. — Turbellarien. Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897—1898—1899. Rapports scientifiques, Zoologie. Anvers 1908. 32 p. 3 tab.
4. Y. Delage, Études histologiques sur les Planaires Rhabdocoeles Acoeles. Arch. Zool. expérim. et. gén. 2e sér. Tom. IV. Paris 1886. p. 109—144. tab. V—VI.
5. E. G. Gardiner, Early development of Polychoerus caudatus Mark. Journ. of Morphology. Vol. XI. Boston 1895, p. 155—176. tab. X, XI.
6. — The growth of the ovum, formation of the polar bodies, and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. of Morphology. Vol. XV. Boston 1898. p. 73—103. tab. IX—XII.
7. J. Georgévitch, Étude sur le développement de la Convoluta roscoffensis Graff. Arch. Zool. expérim. 3e sér. Tom. VII. Paris 1899. p. 343—361. tab. X.

---

[1] Laut mündlicher Mitteilung.

8. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Bearbeitet u. herausgegeben mit Unterstützung der k. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Leipzig 1882.

9. — Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig 1891.

10. — Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. Ergebnisse einiger, mit Unterstützung der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien (aus dem Legate Wedl) in den Jahren 1902 und 1903 unternommenen Studienreisen. I. Einleitung und Acoela. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII. Leipzig 1904. S. 190—244. Taf. XI—XIII.

11. — Turbellaria, I. Acoela. Fr. E. Schulze, Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der recenten Tierformen. 23. Lief. Berlin 1905. 36 S. mit 8 Abbild.

12. — Turbellaria, Erste Unterklasse: Acoela Ulj. H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Bd. IV. 68.—74. Lief. Leipzig 1905, S. 1902.

13. E. Haeckel, Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere. Berlin 1896.

14. O. S. Jensen. Turbellaria ad litora Norvegiae occidentalia. Turbellaria ved Norges vestkyst. Bergen 1878. 4°. 97 p. VIII tab.

15. A. Lang, Die Polycladen. Leipzig 1884.

16. — Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXXVIII. N. F. 31. 1903.

17. E. L. Mark, Polychoerus caudatus nov. gen., nov. spec. Festschrift zum 70. Geburtstage R. Leuckarts. Leipzig 1892. S. 297. Taf. XXXI.

18. S. Pereyaslawzewa., Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892 u. Schriften der neuruss. Naturf.-Gesellsch. zu Odessa. Bd. XVII.

19. W. Repiachoff, Zur Spermatologie der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd LVI. 1893. S. 117. Taf. VII.

20. H. Sabussow, Haplodiscus Ussowii. eine neue Acöle aus dem Golfe von Neapel. Mitt. d. Zoolog. Stat. Neapel. Bd. XII. Berlin 1896. S. 354. Taf. XVI, XVII.

21. A. E. Verrill, Marine Planarians of New England. Trans. Connecticut Acad. Tom. VIII. New Haven 1893. p. 79—140. tab. XL—XLIV.

22. C. Zelinka, Studien über Rädertiere. I. Über die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus Callidina. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. Leipzig 1886. S. 396—507. Taf. XXVI—XXIX.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

Am, Antrum masculinum;

bs, Syncytialgewebe der Bursa seminalis;

bu, bulbusähnliche Auftreibung der chitinösen Mundstücke;

bv, Vacuolen innerhalb der Bursa seminalis;

bz, freie Bindegewebszellen;

C, Caudalfäden;

ch, chitinöse Mundstücke;

chz, Centralteil der chitinösen Mundstücke;
ci, Cilien;
Cl, Centrales Lumen des Caudalfadens;
Clm, Längsmuskeln des Caudalfadens;
clp, Anastomose zwischen den Nerven *nlp* und *npe*;
Ct, Caudaltasche;
cv, Commissur zwischen den ventralen Transversalnervenstämmen (*nt*);
c_1a, Commissur zwischen den Innenästen der dorsalen Vordernervenstämme (*nai*);
c_1lr_1, Anastomose zwischen den Nerven nr_1 und *nla*;
c_1lr_2, Anastomose zwischen den Nerven nr_2 und *nlp*;
c_1p, Commissur zwischen den Innenästen der dorsalen Hinternervenstämme (*npi*);
c_1p_1, Anastomose zwischen den Nerven *npi* und *npe*;
c_1r_1, innere Commissur des Randnervenvorderschenkels (nr_1);
c_1r_2, innere Commissur des Randnervenhinterschenkels (nr_2);
c_2a, Commissur zwischen den Innenästen der dorsalen Vordernervenstämme (*nai*);
c_2lr_1, Anastomose zwischen den Nerven nr_1 und *nla*;
c_2lr_2, Anastomose zwischen den Nerven nr_2 und *nlp*;
c_2p, Commissur zwischen den Innenästen der dorsalen Hinternervenstämme (*npi*);
c_2p_1, Anastomose zwischen den Nerven *npi* und *npe*;
c_2r_1, äußere Commissur des Randnervenvorderschenkels (nr_1);
c_2r_2, äußere Commissur des Randnervenhinterschenkels (nr_2);
c_3p, Commissur zwischen den Innenästen der dorsalen Hinternervenstämme (*npi*);
c_3p_1, Anastomose zwischen den Nerven *npi* und *npe*;
c_4p, Commissur zwischen den Innenästen der dorsalen Hinternervenstämme (*npi*);
ddr, Drüsen des Ductus ejaculatorius;
de, Ductus ejaculatorius;
dr, Hautdrüsen;
eb, Endblase der chitinösen Mundstücke;
ep, Epithel;
f, Wurzel- und Fußstücke der Cilien (sogenannte Cuticula);
Fr, Fraßkörper;
ge, Germarteil des Germo-Vitellars;
gei, Germarei;
lg, Lateralganglien;
lm, Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches;
mag, Matrix des Bursa-Mundstückes;
mal, lamellöse Schicht des Bursamundstückes;
mg, Mediananglion;
na, dorsaler Vordernervenstamm;
nae, Außenast des dorsalen Vordernervenstammes;
nai, Innenast des dorsalen Vordernervenstammes;
nai_1, 2. Innenast des dorsalen Vordernervenstammes (Variation);
nd, Dorsalnervenstamm;
nl, dorsaler Seitennervenstamm;
nla, Vorderast des dorsalen Seitennervenstammes;
nll, Seitenast des dorsalen Seitennervenstammes;
nlp, Hinterast des dorsalen Seitennervenstammes;
nm_1, Verbindungsfasern zwischen den Median- (*mg*) und Lateralganglien (*lg*);
nm_2, Verbindungsfasern zwischen dem Mediananglion (*mg*) und den ventralen Transversalnerven (*nt*);
no_1, Nucleolus eines Germareies;
no_2, Nucleolus eines Vitellareies;
np, dorsaler Hinternervenstamm;
npe, Außenast des dorsalen Hinternervenstammes;
npi, Innenast des dorsalen Hinternervenstammes;

nr_1, vorderer Schenkel des Randnerven;
nr_2, hinterer Schenkel des Randnerven;
nt, ventraler Transversalnervenstamm;
nu_1, Nucleus eines Germareies;
nu_2, Nucleus eines Vitellareies;
nve, äußerer ventraler Längsnerv;
nvi, innerer ventraler Längsnerv;
od, als Oviduct fungierende Vacuolenkette;
pm, Parenchymmuskeln;
pm_1, Penisaußenmuskulatur;
pm_2, Penisinnenmuskulatur;
pp, Penispapille;
pt, Penistasche;
p_1, Plasmaleib eines Germareies;
p_2, Plasmaleib eines Vitellareies;
rm, Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches;
r_1p, Randparenchym der Dorsalseite;
r_1pg, Grundschicht des dorsalen Randparenchyms;
r_1pv, Vacuolenschicht des dorsalen Randparenchyms;
r_1pz, Parenchympfeiler des dorsalen Randparenchyms;
r_2p, Randparenchym der Ventralseite;
sp, Sperma;
st, Statocyste;
te, Hoden;
vei, Vitellarei;
vi, Vitellarteil des Germo-Vitellars;
vp, Verdauendes Parenchym;
vs, Vesicula seminalis;
V_1, Inhalt führende Vacuolen des Centralparenchyms;
V_2, leere Vacuolen des Centralparenchyms;
V_3, Vacuolen des Randparenchyms;
V_4, Vacuolen des Verdauungsparenchyms;
zp, Centralparenchym;
zph, Horizontalschicht des Centralparenchyms;
zpz_1, sternförmige Zellen des Centralparenchyms;
zpz_2, Zellen des Centralparenchyms mit scheinbarer intracellulärer Vacuolenbildung.

Tafel XV—XVII.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch die Caudalregion eines ausgewachsenen Tieres. Unpaarer medianer Caudalfaden (*C*) und Caudaltasche (*Ct*). Seibert, Obj. 5, Oc. 1. Vergr. etwa 305/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 2. Querschnitt durch die Caudalregion eines jungen Tieres von etwa 1100 μ Gesamtlänge. Rechter paariger Caudalfaden (*C*), infolge seiner schiefen Verlaufsrichtung von der Ventral- gegen die Dorsalseite etwas schräg getroffen. Deutlich erkennbare Neigung gegen die Mittelebene. Obj. 5, Oc. 2. Vergr. etwa 450/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 3. Querschnitt durch das flache Vorderende eines vollentwickelten Tieres, Region vor dem Gehirn. Central- (*zp*) und Randparenchym (r_1p, r_2p). Obj. 5, Oc. 1. Vergr. etwa 305/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes im Bereiche der mächtigsten Entwicklung der dorsalen buckelartigen Vorwölbung. Verdauendes Parenchym (*vp*) mit Fraßkörpern [Copepoden und Fadenalgen] (*Fr*) und dorsales Randparenchym (r_1p). Obj. 3, Oc. 1. Vergr. etwa 100/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 5. Teil eines Längsschnittes durch ein sehr junges Tier von 588 μ Gesamtlänge. Undifferenziertes Stützparenchym. Obj. 6, Oc. 1. Vergr. etwa 545/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 6. Querschnitt durch das flache Vorderende eines vollentwickelten Tieres, Gehirnregion. Medianganglion (*mg*) mit Statocyste (*st*) und Lateralganglien (*lg*). Obj. 3, Oc. 2. Vergr. etwa 150/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 7. Penis, Längsschnittsbild. Gut entwickelte Penispapille (*pp*) und Penistasche (*pt*). Zurücktreten der inneren Ringmuskelschichten und Vorwiegen von Drüsengewebe und Drüsensecreten (*pdr*). Obj. 5, Oc. 1. Vergr. etwa 305/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 8. Penis, Querschnittsbild. Mangel einer Penispapille, typisch entwickelte innere Ringmuskulatur (pm_2). Obj. 5, Oc. 1. Vergr. etwa 305/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 9. Querschnitt, Körpermitte. Germo-Vitellar mit Eizellen; Hodenfollikel. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. etwa 100/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 10. Querschnitt, letztes Körperdrittel. Bursa seminalis mit chitinösen Mundstücken; Anteile des linken Germo-Vitellars; Verdauungsparenchym. Obj. 3, Oc. 2. Vergr. etwa 150/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 11. Chitinöses Bursamundstück innerhalb des zugehörigen Matrixgewebes (*mag*), mit anlagerndem Spermaballen (*sp*). Obj. 5, Oc. 2. Vergr. etwa 450/1. Gez. in der Höhe des Objekttisches.

Fig. 12. Schema des Nervensystems. Rekonstruktion nach Querschnittserien. Vergrößerung etwa 60 fach.

Studien über die Honigbiene (Apis mellifica).

Von

Prof. Dr. **Enoch Zander**

Erlangen

I.

Die Gliederung des thoracalen Hautskelettes der Bienen und Wespen.

(Aus der Kgl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen.)

Mit 8 Figuren im Text und Tafel XVIII.

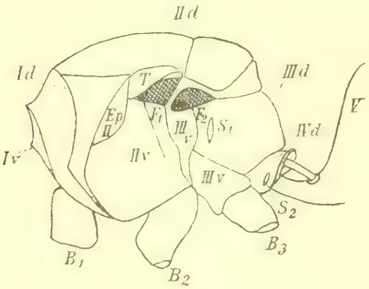
Einleitung.

Die Honigbiene ist von jeher ein beliebtes Studienobjekt gewesen. Kein Jahr vergeht, ohne daß nicht irgend ein Werk über Bau und Leben der Biene erscheint. Die Literatur ist so umfangreich, daß man glauben könnte, das Studium der Biene müßte völlig erschöpft sein. Sobald man aber die vorliegenden Mitteilungen durch eigne Beobachtungen auf ihren Wahrheitsgehalt prüft, merkt man bald, daß unser Wissen von diesem Insekt doch noch recht mangelhaft ist. Die Angaben der Hand- und Lehrbücher gründen sich vielfach auf Untersuchungen, welche, zu Beginn oder um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ausgeführt, den durch bessere Methoden gewonnenen Ergebnissen nicht mehr stand zu halten vermögen oder im Laufe der Zeit, indem ein Autor kritiklos vom andern abschrieb, völlig entstellt wurden. Ich faßte daher den Entschluß, im Verein mit fähigen Mitarbeitern die Bienenkunde auf eine moderne, exakte Grundlage zu stellen. Da sich diese Studien nicht auf die Biene beschränken, sondern auch auf ihre näheren und ferneren Verwandten erstrecken sollen, hoffe ich, daß sie auch der allgemeinen Insektenkunde zugute kommen werden.

Ich eröffne die Serie mit einer kleinen Studie über das thoracale Hautskelet der Bienen und Wespen, der sich eine eingehende Untersuchung von Herrn Dr. F. STELLWAAG über Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene anschließt.

Nach der Verbindung von Thorax und Abdomen teilt man die Hymenopteren in die zwei großen Gruppen der Symphyta und Apocrita. Bei ersteren sind beide Körperabschnitte, wie bei den meisten Insekten, ohne scharfe Abgrenzung aneinander gefügt, während bei letzteren eine tiefe Einschnürung Brust und Hinterleib trennt. Der thoracale Hautpanzer der symphyten Hymenopteren bietet der morphologischen Deutung keine Schwierigkeiten, da er in Übereinstimmung mit der überwiegenden Mehrzahl der Insekten aus drei leicht nachweisbaren Segmentringen gebildet wird. Über die Gliederung des Thoraxskelettes der apocriten Hautflügler herrscht dagegen noch Uneinigkeit.

Nachdem 1820 JURINE (5) und 1822 CHABRIER (3) den Thorax einiger Hymenopteren beschrieben hatten, untersuchte 1825 LATREILLE (6) zum ersten Male die Segmentverhältnisse der apocriten Hymenopteren genauer. Er stellte fest, daß das erste Abdominalsegment seine Beziehungen zum Hinterleib aufgegeben hat und an die Rückwand des Thorax verlagert ist, so daß die Brust dieser Hautflügler nicht von drei, sondern von vier Chitinringen umhüllt wird. Dieses vierte Segment bezeichnete er als Ségment médiaire. Die Untersuchungen LATREILLES wurden 1882 von BRAUER (2) in vollem Umfange bestätigt, nachdem bereits 1865 REINHARDT (7) und 1867 GERSTÄCKER (4) sie bei ihren Studien verwertet hatten. Um so auffallender ist es, daß fast gleichzeitig mit BRAUER AMANS (1) zu einem ganz andern Resultat gelangte. Er läßt den Brustpanzer von *Xylocopa* nur aus drei Segmenten bestehen. Auch ANDRÉ (8) stellt die Gliederungsverhältnisse des Thorax in der Weise dar, als ob die eigentliche Brustkapsel aus drei Ringen bestünde, während das vierte Segment den engen Hinterleibsstiel bildet (Textfig. 1).



Textfig. 1.

Gliederung des thoracalen Hautskelettes von *Vespa crabro* nach ANDRÉ (Bd. I. Taf. III, Fig. 1). B_1–B_3, Beine; *d*, Rückenschuppen; *Ep*, Episternum des Mesothorax; F_1, F_2, Flügel; S_1, S_2, Stigmen; *T*, Tegula; *v*, Bauchschuppen. *I*–*V*, Segmente.

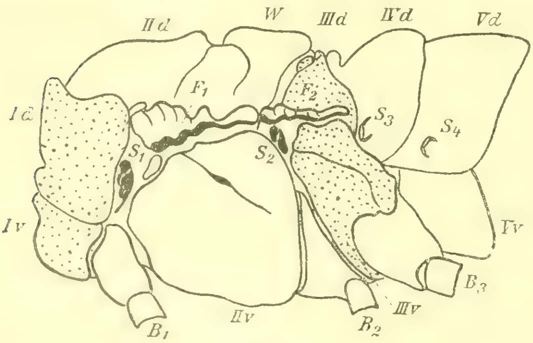
Ich selbst habe einige Zeit im Banne der Auffassung von AMANS und ANDRÉ gestanden, bis mich vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Studien überzeugten, daß ihre Deutung falsch ist. Im folgenden will ich kurz das Ergebnis meiner Untersuchungen an Bienen und Wespen schildern, indem ich besonders diejenigen

Merkmale hervorhebe, welche eine sichere Abgrenzung der Thoraxsegmente bei den Hymenopteren ermöglichen.

Um die Zusammensetzung des thoracalen Hautskelettes zu verstehen, geht man am zweckmäßigsten von einem Larvenstadium aus. Ich lege der folgenden Schilderung die Photographie einer Hornissenlarve (Fig. 1) zugrunde. Ihr Körper ist in zwei Abschnitte gegliedert, den winzigen Kopf, der dem vorderen Körperende knopfartig ansitzt, und den massigen Körper. Die Cuticula des letzteren gliedern zwölf seichte Ringfurchen in 13 hintereinander gereihte Segmente, die, abgesehen von ihrem gegen das vordere und hintere Körperende allmählich abnehmenden Durchmesser gleichförmig und sehr zart chitinisiert sind. Sie treten in ihrer ganzen Ausdehnung frei zutage, da sie noch nicht ineinander geschoben werden können. Die Mehrzahl der Segmente trägt jederseits ein ungefähr in der Mitte der seitlichen Körperwand gelegenes Stigma (S_1, S_2, S_3 usw.). Abgesehen von den Blattwespen, deren Larven nur neun Paar besitzen, zählt man bei den Hymenopteren zehn Paar Stigmen. Dieselben lassen sich ihrer Lage nach in zwei Gruppen scheiden. Die meisten Stigmen liegen deutlich präsegmental. Das gilt für die acht Paare des vierten bis elften Körperringes, also für diejenigen Segmente, welche bei den meisten Insekten im entwickelten Zustande das Abdomen umgürten (Fig. 1 S_3–S_{10}). Abweichend ist dagegen die Lage der beiden vordersten Stigmenpaare (Fig. 1 S_1, S_2). Allgemein scheint die Ansicht zu herrschen, daß diese Stigmen zum zweiten und dritten Segment gehören, so daß außer dem 12. und 13. Ringe auch der erste eines Stigmas entbehrte. Ich kann dieser Ansicht nicht beipflichten, denn ich habe mich bei Bienen und Wespenlarven überzeugt, daß sich die fraglichen Stigmen auf keinen Fall am vorderen Rande des zweiten und dritten Segmentes befinden. Das erste liegt vielmehr deutlich am postsegmentalen Rande des ersten, das zweite zum mindesten in der Intersegmentalfurche zwischen dem zweiten und dritten Ringe, ja an der abgebildeten Larve hat es sogar eine ähnliche Lage als das erste, so daß nicht das erste, sondern das zweite und dritte Segment stigmenfrei sind (Fig. 1 *I*, *II*, *III*).

Die differente Lage der beiden ersten und acht übrigen Stigmenpaare halte ich für ein wichtiges topographisches Merkmal, denn es gilt nicht bloß für die Larve, sondern erhält sich auch beim fertigen Insekt, so starke Veränderungen auch die einzelnen Segmente erleiden. Sie bilden unverrückbar feststehende Grenzsteine, welche uns auch am Imago eine sichere Unterscheidung der vorderen Segmentringe ermöglichen, wie die weitere Schilderung untrüglich dartun wird.

Die Segmentierung der Larve erleidet bei allen Hymenopteren während der Nymphenzeit mehr oder weniger weitgehende Umgestaltungen. Am getreuesten bewahren die Symphyten, vor allen Dingen *Sirex* und verwandte Formen, den larvalen Charakter des Hautpanzers. Obgleich eine Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen nicht durchgeführt ist, kann man auch bei *Sirex* beide Abschnitte unschwer bestimmen, weil die Ausbildung der drei ersten Chitinringe andern Gesetzen folgt, als der zehn letzten. Sämtliche 13 Körperringe sind zwar gleichmäßig in je eine Rücken- und Bauchschuppe zerfallen, aber die Elemente der drei Brustringe heben sich auf den ersten Blick von den abdominalen Schuppen ab, weil sie nicht wie diese in dorsoventraler und oro-caudaler Richtung ineinander geschoben sind, sondern wie bei der Larve, in ihrer ganzen Breite frei zutage liegen (Textfig. 2 *I—III*). Dazu gesellt sich die sehr verschiedene Ausbildung der einzelnen Brustringe, während die Abdominalsegmente eine gleichförmige Gestalt besitzen.



Textfig. 2.

Seitenansicht des Thorax von *Sirex gigas*. Vergr. 1 : 5. B_1—$_3$, Beine; *d*, Rückenschuppen; F_1, F_2, Flügel; S_1—$_4$, Stigmen; *v*, Bauchschuppen; *W*, Scutellum; *I*—*V*, Segmente; das erste und dritte Segment punktiert.

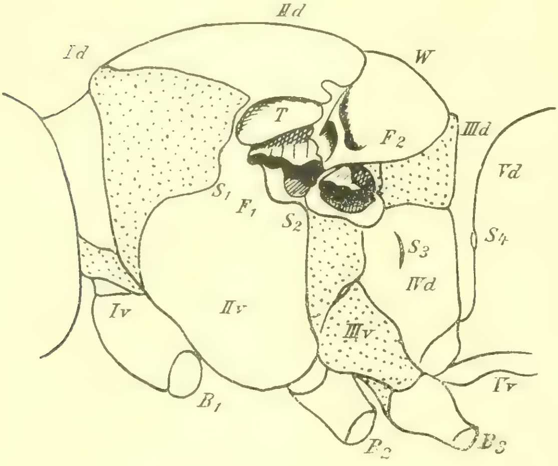
Unter den drei Thoraxringen prädominiert bei *Sirex* (Textfig. 2) der mittelste (*II*). Als breite Sättel umschmiegen seine dorsale (*d*) und ventrale (*v*) Hälfte den Mesothorax. Besonders der dorsale Halbring (Scutum) ladet nach hinten und vorn stark aus. Seinen postsegmentalen Rand umsäumt ein bügelförmiger Wulst (*W*), das sog. Scutellum. Die Bauchplatte (*v*), von deren Hinterrande das zweite Beinpaar (B_2) entspringt, bietet keine besonderen Reliefeigentümlichkeiten. Die lateralen Ränder beider Segmenthälften verbindet eine zarte Membran, in die jederseits der große Vorderflügel (F_1) eingelenkt ist. Gegen den Mittelbrustring treten Prothorax (*I*) und Metathorax (*III*) sehr zurück. Das dorsale Teilstück des ersteren (*I d*) bedeckt als schwach gewölbte Schuppe die größere dorsale Partie der vorderen Thoraxwand. Die wesentlich schwächere ventrale Platte (*I v*) trägt postsegmental das erste Beinpaar (B_1). Die Rückenhälfte des dritten Ringes (*IIId*) umspannt als schmaler Bügel den Metathorax. Die zugehörige Bauchschuppe (*III v*) erreicht eine etwas stärkere Entwicklung, um den kräftigen Hinterbeinen (B_3), die gleichfalls postsegmentalen Ursprunges sind, ausreichende Gelegenheit zur Insertion zu bieten. Aus der lateralen häutigen Verbindungszone der Metathoracalschuppen erhebt sich jederseits der Hinterflügel (F_2).

In den Intersegmentalmembranen finden wir, umrahmt von kleinen Chitinplättchen, die beiden ersten Stigmenpaare, die ebenso, wie bei der Hornissenlarve äußerlich sichtbar sind. Das erste (S_1), dem postsegmentalen Rande des Prothorax benachbarte ist durch seine Größe ausgezeichnet. Das zweite kleinere (S_2) liegt nahe der Hinterflügelwurzel in der Verbindungsmembran zwischen Meso- und Metathorax.

An den Metathorax schließt sich ohne scharfe Trennung der vierte Körperring (*IV*) an, der bei den Symphyten den Anfangsteil des Hinterleibes markiert. Auch bei *Sirex* tritt die allen Hymenopteren eigentümliche Reduktion der vierten Bauchschuppe deutlich hervor. Die vierte Rückenschuppe ist dagegen gut entwickelt und überdeckt als nach hinten vorspringender Sattel die dorsale Hälfte des vierten Segments (*IV d*). Ihre laterale Partie trägt das dritte Stigma (S_3), das nach Bau und Lage mit allen nachfolgenden vollkommen übereinstimmt. Es liegt nicht allein deutlich präsegmental, sondern ist auch durch einen kräftigen, zweikegeligen Verschlußapparat ausgezeichnet. Diese Eigentümlichkeit unterscheidet es grundsätzlich von den beiden voranliegenden Bruststigmen, die einen total andern Bau aufweisen. Ich habe denselben zwar noch nicht genauer studiert, doch sieht man auf den ersten Blick, daß die Bruststigmen einfacher geformt sind als diejenigen des Hinterleibes. Ihr Bau erinnert an den Larvenzustand, denn bei der Larve entbehren sämtliche Stigmen eines aus zwei Kegeln bestehenden Verschlußapparates. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß sie überhaupt keine Sperreinrichtungen besitzen.

Die primitive Ausbildung und übersichtliche Anordnung der Hautskeletelemente bei *Sirex* erleichtert die Abgrenzung der vordersten Körperringe ganz außerordentlich. Schwieriger gestaltet sich die morphologische Analyse bei den apocriten Bienen und Wespen, weil die Metamorphose der ersten Segmente viel weiter gediehen ist, als bei den Symphyten und die scharfe Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen eine beträchtliche Verlagerung einzelner Segmentteile zur Folge hat. Trotzdem kann man selbst am vollständig entwickelten Insekt in der Deutung der Thoraxelemente nicht fehlgehen, wenn man Bau und Lage der Stigmen berücksichtigt.

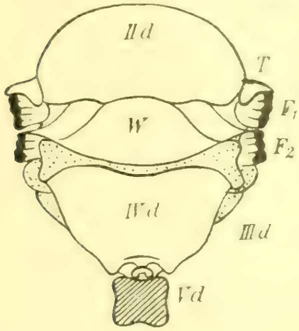
Nach André (Textfig. 1 S_1) liegt das erste Stigma in der präsegmentalen Partie des Metathorax, während das dritte am Hinterleibsstiel sitzen soll. Diese Zeichnung ist nicht richtig. Ich betonte oben, daß sich das erste Stigma mit einem zweikegeligen Verschlußapparat am vierten Körperringe findet. Bei Bienen und Wespen sehen wir dasselbe in der präsegmental-lateralen Partie der großen Platte (Textfig. 3 *IV d*), welche die Rückwand des Thorax bedeckt. Dieses Stigma muß also das dritte sein und die Schuppe, welche es trägt, zum vierten Segmente gehören. In der Tat trifft diese Deutung zu, denn es liegen noch zwei Stigmenpaare voran; André hat sie aber nicht gesehen, weil sie am fertigen Tiere verdeckt sind. Das große erste Stigma (Textfig. 3 S_1) verbirgt eine nach hinten vorspringende Zunge des Pronotums, von André Episternum des Mesothorax genannt (Textfig. 3 *I d*). Seine Lage ist in der Textfig. 3 durch S_1 bezeichnet. Das zweite Bruststigma (S_2) bleibt so klein, daß es nur auf Transversalschnitten mit Sicherheit nachgewiesen werden kann. Es liegt genau an der gleichen Stelle wie bei *Sirex*, in der Intersegmentalfurche zwischen Meso- und Metathorax (Textfig. 3 *IIv*, *IIIv*) hart unter den Flügeln (*F*). Über den Verschlußapparat dieser Stigmen liegen noch keine Untersuchungen vor. Auf jeden Fall ist er anders, als an den nachfolgenden Atemmalen.



Textfig. 3.

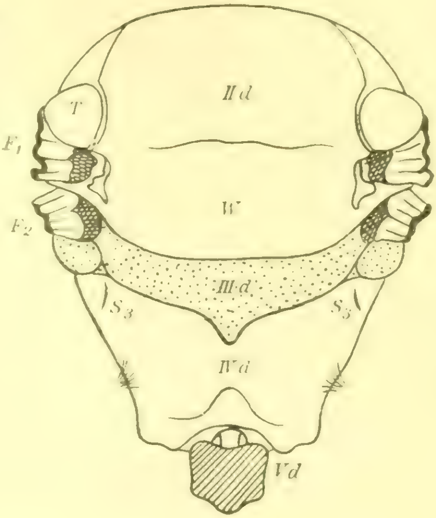
Seitenansicht des Thorax von *Vespa crabro.* Vergr. 1 : 5. Bezeichnungen wie in Textfig. 2.

Nach der Lage der beiden Stigmen läßt sich die Gliederung des Thoraxpanzers ohne Schwierigkeiten feststellen. Die zwischen dem zweiten Stigma und der das dritte tragenden vierten Segmentplatte etwa in der Breite der Hinterflügelwurzel den Thorax umgürtende Chitinzone entspricht dem dritten Segmente (*III*). Seine laterale Partie ist mit der vierten Rückenschuppe (Textfig. 3 *IVd*) fest verwachsen, dorsal aber deutlich von ihr abgesetzt. Seine dorsale Hälfte (*III d*) zeigt bei *Vespa* und *Apis* specifische Unterschiede. Während sie bei der Biene (Textfig. 4 *III d*) in der dorsalen Medianlinie fast ganz verkümmert ist, so daß sie hauptsächlich aus zwei lateralen dreieckigen Stücken besteht, erreicht ihre mediane Partie bei den Vespiden (Textfig. 5 *III d*) eine beträchtliche Breite und schiebt sich zungenartig in die vierte Segmentplatte (*IV d*) hinein. Man erkennt diese Unterschiede sehr gut in der Rückansicht des Thorax.



Textfig. 4.

Rückansicht des Thorax von *Apis mellifica*. Vergr. 1 : 5. *d*, Rückenschuppen; F_1, F_2, Flügel; *T*, Tegula; *W*, Scutellum. *II*—*V*, Segmente.



Textfig. 5.

Rückansicht des Thorax von *Vespa crabro*. Vergr. 1 : 5. S_3, drittes Stigma; die übrigen Bezeichnungen wie in Textfig. 4.

Die Deutung der voranliegenden Skeletteile bietet nun keine Schwierigkeiten mehr. Die zwischen dem ersten und zweiten Stigma gelegene Chitinzone gehört dem mächtig entwickelten Mesothorax (*II*) an, der durch den Vorderflügel und seine Tegula in einen dorsalen und ventralen Halbring gegliedert wird. Die Dorsalplatte oder Scutum (Textfig. 3 *II d*) nimmt fast die ganze Rückenfläche des Thorax ein. Ihr hinterer Rand wird von einem bei der Biene besonders mächtigen Wulst (Textfig. 3—6 *W*) umsäumt, den man meistens Scutellum nennt. Der Prothorax ist, wie bei allen Hymenopteren, stark reduziert. Seine dorsale Hälfte entsendet bei *Apis* und *Vespa* jederseits eine Zunge gegen die Wurzel der Vorderflügel (Textfig. 3 *I d*), die das erste Stigma verdeckt. Seine ventrale Hälfte fällt wenig auf (*I v*).

Man kann also am vollkommen ausgebildeten Insekt die Gliederung des thoracalen Hautskelettes kaum verkennen, wenn man Bau und

Lage der Stigmen berücksichtigt. Um aber jedem Zweifel zu begegnen, habe ich die Entwicklungsgeschichte zu Rate gezogen. Sie bestätigt das Ergebnis der vergleichend-anatomischen Untersuchung in vollem Umfange.

Um die Metamorphose des vorderen Körperendes während der Nymphenzeit verfolgen zu können, löste ich bei einer großen Hornissenlarve, die sich bereits eingesponnen hatte, die Chitinhaut vorsichtig vom Körper. Diese Operation gelingt in der vorderen Körperregion ziemlich leicht, weil sich die Weichteile bereits vollkommen von der chitinösen Hülle abgehoben haben. Zu meiner Überraschung erkannte ich an dem freigelegten Weichkörper die Intersegmentalfurchen, welche an der weggenommenen Larvenhülle sehr klar hervortraten (Fig. 2), nicht mehr (Fig. 3). Die Segmentgrenzen werden gegen Ende der Larvenzeit vollständig verwischt, so daß nur die Bein- und Flügelanlagen, sowie vor allen Dingen die Stigmen Anhaltspunkte für die Abgrenzung der Segmente liefern. Die Lage der Stigmen, welche als kraterförmige, von einem Ringwall umrahmte Löcher auffallen, ist unverändert (Fig. 3 S_{1-3}). Das erste liegt dicht hinter dem Kopfe, das zweite zwischen den Flügelwurzeln und das dritte hinter der Insertionsstelle des Hinterflügels.

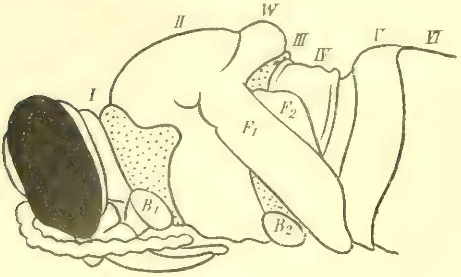
Diese Verhältnisse ändern sich sehr rasch, denn noch unter der Larvenhaut werden die Grundzüge des künftigen Zustandes festgelegt. Fig. 4 der Tafel zeigt ein Hornissenweibchen auf diesem Stadium der Entwicklung. Die Segmente sind durch Furchen deutlich voneinander abgegrenzt. Das zweite (Fig. 4, *II*) prädominiert bereits sehr. Seine dorsale Partie ladet nach vorn und hinten sattelförmig aus, so daß Pro- und Metathorax sich nur wenig entfalten können. Die dorsale Hälfte des Prothorax (*I*) bedeckt als kleine Schuppe die vordere Thoraxwand. Der Metathorax (*III*) umspannt in Gestalt eines schmalen Ringes den Körper. Die ventralen Segmentzonen werden durch die Extremitätenanlagen, welche größer geworden sind, dem Anblick entzogen.

Mit der Ausbildung der Segmentfurchen tritt die typische Lage der Stigmen, die noch äußerlich sichtbar sind, klar hervor. Es ist außerordentlich interessant, wie starr sie ihren Platz an der seitlichen Thoraxwand behaupten. Während dorsal und ventral die Segmentgrenzen des larvalen Hautskelettes stark verschoben werden, lassen ihre Beziehungen zu den Stigmen deutlich erkennen, daß an der Seitenwand des Thorax eine Veränderung nicht stattfindet. Die Intersegmentalfurche zwischen Pro- und Mesothorax verläuft hart hinter dem ersten Stigma (Fig. 4 S_1), dessen postsegmentale Lage dadurch evident wird. Die Grenznaht zwischen Meso- und Metathorax zieht über das zweite Stigma (S_2) hin, während die dritte Intersegmentalfurche vor dem dritten Stigmenpaar den Körper umsäumt, so daß das Stigma des vierten Segmentes sich als das erste präsegmentale deutlich zu erkennen gibt (S_3).

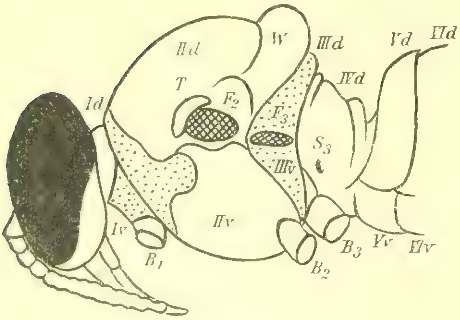
Es läßt sich nicht leugnen, daß auf diesem Stadium die Gliederung des Wespenthorax an die bei *Sirex* dauernd bestehenden Verhältnisse erinnert. Die weitere Entwicklung verwischt jedoch diese zeitweilige Ähnlichkeit sehr rasch, denn die Form der Thoraxringe nähert sich in der Folge mehr und mehr dem definitiven Zustande. Die dorsale Hälfte des Mesothorax (Fig. 5, 2) dehnt sich in orocaudaler Richtung, bis sie fast die ganze Rückenfläche des Thorax bedeckt. Ihre postsegmentale Randzone wölbt sich in Gestalt eines bügelartigen Wulstes (Scutellum) vor, während sich lateral über der Vorderflügelwurzel die Tegula bildet. Gleichzeitig schiebt der Prothorax gegen die Flügelwurzel jene Chitinzunge vor, welche das erste Stigma der äußeren Betrachtung entzieht. Auch das zweite Stigma ist nicht mehr sichtbar. Der Metathorax zeigt keine merkbaren Formveränderungen.

Hand in Hand mit der Modellierung der Brustsegmente geht die Gliederung des Körpers in Thorax und Abdomen, die eine beträchtliche Verlagerung der in Mitleidenschaft gezogenen Körperringe zur Folge hat. Während sich am Hinterrande des Mesothorax das Scutellum ausbildet, bemerkt man hinter ihm im Bereiche des dritten und vierten Segmentes eine vom Rücken ausgehende Verjüngung, die in roher Weise eine Zweiteilung des Körpers andeutet (Fig. 5).

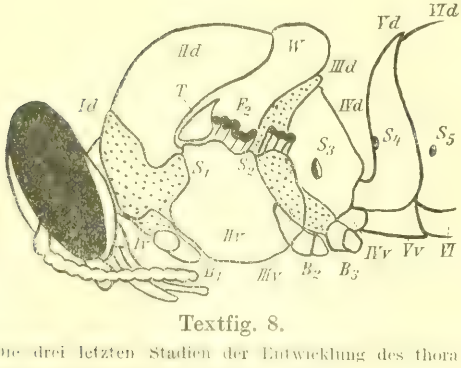
Dieser Zustand bleibt scheinbar sehr lange erhalten, da man bei oberflächlicher Betrachtung keine wesentlichen Veränderungen wahrnehmen kann. Das ist jedoch eine Täuschung. Auf Medianschnitten oder bei vorsichtiger Präparation erkennt man, daß nur die äußere Nymphenhülle auf dem geschilderten Stadium stehen bleibt, während sich darunter die Modellierung des Körpers mehr und mehr dem definitiven Zustande nähert. Von diesen Veränderungen werden das dritte und vierte Segment am meisten berührt. Durch die mächtige Entfaltung des Scutums und Scutellums wird die schmale dorsale Hälfte des dritten Ringes (Fig. 4—7 *III*), die bügelförmig den Rücken umgreift, nach hinten heruntergedrückt; nur ihre an die Hinterflügel anstoßenden lateralen Enden bleiben stehen. Eine weitaus stärkere Verlagerung erfährt die Rückenplatte des vierten Ringes. Zwischen der vierten und fünften Rückenschuppe schneidet eine sich rasch vertiefende Furche ein (Textfig. 6—8, *IVd*—*Vd*). Da sich gleichzeitig die postsegmentale Partie der vierten Rückenschuppe ventralwärts neigt, entsteht zwischen dem vierten und fünften Segment ein tiefer Spalt (Textfig. 8. Fig. 7), der Thorax und Abdomen scharf voneinander abgesetzt erscheinen läßt. Darauf ist die Bezeichnung *Hymenoptera apocrita* begründet. Durch diese Veränderungen verliert die vierte Rückenschuppe allmählich ihre Beziehungen zum Hinterleib. Am Schlusse der Nymphenzeit deckt sie den größeren Teil der Rückwand des Thorax, während ihre ventrale Hälfte bis auf einen geringen Rest schwindet, der die vordere ventrale Partie des »Hinterleibsstiels« schützt (Textfig. 8 *IVv*). Der größere Teil des stielartigen Verbindungsstückes zwischen Thorax und Abdomen wird jedoch von der prästigmalen Partie des fünften Segmentes gebildet (Textfig. 8 *Vd*).



Textfig. 6.



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Die drei letzten Stadien der Entwicklung des thoracalen Hautskelettes bei der Biene (Drohne). Vergr. 1 : 5. Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Textfiguren.

Damit ist im wesentlichen die Entwicklung der äußeren Gestalt vollzogen, die, abgesehen von kleinen specifischen Variationen bei *Apis* und *Vespa*, in genau den gleichen Bahnen verläuft. Sie liefert in Übereinstimmung mit der vergleichend-anatomischen Untersuchung den untrüglichen Beweis, daß bei den apocriten Hymenopteren die Trennung des Körpers in Thorax und Abdomen zwischen dem vierten und fünften

Segment vor sich geht; dadurch wird der vierte Ring an die Rückwand des Thorax verlagert, während das fünfte Segment den Hinterleibsstiel und die Vorderwand des Abdomens bildet. Auf Grund dieses Befundes kann man die tiefe Einschnürung zwischen Brust und Hinterleib ungezwungen als eine extrem ausgebildete Intersegmentalfurche auffassen. Ich hoffe, daß durch diese kleine Studie der Streit um die Gliederung des thoracalen Hautskelettes endgültig beseitigt ist.

Erlangen, November 1909.

Literaturverzeichnis.

1. **Amans**, L'organe du vol chez les Hyménoptères. Rev. sc. nat. 3. S. Tom. III. p. 485. 1883/84.
2. **Brauer**, Über das segment médiaire. Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. LXXXIV. Abt. 1. 1882.
3. **Chabrier**, Essai sur le vol des insectes. Mém. mus. hist. nat. Paris. Tom. III. 3./4. p. 47—99, 349—403. 1822.
4. **Gerstäcker**, Die Gattung Oxybelus. Arch. f. Nat. Bd. XXX. 1867. Zitiert nach Brauer (2).
5. **Jurine**, Observations sur les ailes des Hyménoptères. Mem. della reale Acad. sc. di Torino. (Recueil des Mém. acad. sciences de Turin.) Tom. XXIV. p. 117—214. 1820.
6. **Latreille**, Familles naturelles du règne animal. 2. Edit. Paris 1825.
7. **Reinhardt**, Zur Entwicklungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenopteren mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung. Berlin. entom. Zeitschr. 9. S. 187—218. 1865.
8. **Ed. André**, Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie 1882—1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Seitenansicht einer Hornissenlarve. Vergr. 1 : 3. Aufgenommen mit Leitz' Mikrosummar 80 mm.

Fig. 2—7. Entwicklung der äußeren Gestalt bei *Vespa crabro*. Wenig vergrößert. Aufgenommen mit Zeiss Protar 1 : 9.

In allen Figuren I—V Segmente, S_1—S_{10} Stigmen.

Studien über die Honigbiene.

Von

Prof. Dr. **Enoch Zander**
Erlangen.

II.

Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene.

Von

Dr. Friedrich Stellwaag.

(Aus der Kgl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen.)

Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIX, XX.

Einleitung.

Angesichts der Tatsache, daß die Forschungen über den Flugmechanismus der Hymenopteren auf eine fast hundertjährige Geschichte zurückblicken, könnte man meinen, daß das Flugproblem vollkommen gelöst sei, denn nicht nur die mechanischen Prinzipien des Fluges sind theoretisch und experimentell eingehend geprüft, sondern auch alle anatomischen Details genau beschrieben worden. Wenn man aber diese Untersuchungen am natürlichen Objekte kontrolliert, kann man wohl die Genauigkeit der Beschreibungen bewundern, aber das Verständnis des Flugvorganges erwirbt man dadurch nicht; denn die bisherigen Autoren haben das Problem viel zu einseitig entweder ohne Rücksicht auf die anatomischen Tatsachen nur vom mechanischen Gesichtspunkt aus angegriffen oder ohne genügende physiologische Schulung lediglich die einzelnen Teile des Flugapparates betrachtet. Daher bin ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. FLEISCHMANN außerordentlich dankbar, daß er mich auf die Notwendigkeit einer kritischen Bearbeitung hingewiesen hat.

Die Untersuchungen wurden großenteils im Laboratorium der mit dem zoologischen Institut verbundenen Bienenzuchtanstalt unter der Leitung des Herrn Professor Dr. E. ZANDER ausgeführt, welcher mir mit zielbewußtem Rat und dauerndem Interesse helfend zur Seite stand. Ich möchte nicht versäumen, ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Meine Bemühungen, mit Hilfe der Schnittmethode einen Einblick in die verwickelten Verhältnisse zu bekommen, scheiterten bald an dem spröden Material, da nur relativ junge Nymphenstadien sich tadellos schneiden ließen. Bei ihnen ist aber die Modellierung der Flügelwurzel noch nicht beendet. Auch das Präparieren am fertigen Tier war wegen der minimalen Größe der betreffenden Teile sehr mühsam. Trotzdem kam ich zu ganz unerwarteten Resultaten, weil ich dank der modernen Hilfsmittel einen besseren Einblick in den morphologischen Zusammenhang der Flügelelemente gewinnen konnte, als es meinen Vorgängern möglich war.

Die Zahl der Autoren, die über das vorliegende Thema gearbeitet haben, ist nicht allzu groß. Merkwürdig erscheint es, daß meines Wissens deutsche Forscher an der Lösung des Problems sich nicht ernsthaft beteiligten, denn es sind mir nur französische Arbeiten bekannt geworden.

Die Hauptetappen des Weges, den die Forschung bei der Untersuchung des Flügelmechanismus der Hymenopteren zurücklegte, will ich kurz zeichnen. LATREILLE (10), JURINE (8) und CHABRIER (4) studierten vor allem die morphologischen Differenzierungen des Skelettes; die Flügelwurzel und ihre Verbindung mit dem Thorax wurde erschöpfend von AMANS (1, 2, 3) untersucht. Unter totaler Vernachlässigung der anatomischen Verhältnisse untersuchte MAREY (13, 14) die Mechanik des Insektenfluges und erzielte durch geschickte Experimente mancherlei Aufschlüsse über die Bewegungen der Flügel. Über die Flugmuskulatur lieferte JANET (6) wertvolle Beiträge. Es würde meine Betrachtungen nicht fördern, die Befunde meiner Vorgänger eingehend zu schildern. Soweit sie Positives zur Lösung des Problems beigetragen haben, werde ich sie an geeigneter Stelle erwähnen und sogleich zur Erörterung meiner Studien schreiten, die von dem Bestreben geleitet waren, den morphophysiologischen Konnex der Teile des Flugapparates klarzulegen. Zu diesem Zweck beschreibe ich zunächst die Flugbewegungen.

I.

Die Flugbewegungen.

Das Studium des Insektenfluges bietet außerordentliche Schwierigkeiten. Wie schon MAREY (13, 14) betonte, kann man die Lageveränderungen der Flügel während des Fluges nicht direkt beobachten, weil die Flügelschläge so rapid erfolgen, daß unser Auge ihnen nicht zu folgen vermag. Dadurch unterscheidet sich der Insektenflug sehr wesentlich von dem der Vögel, deren Flügelbewegung meistens so langsam vor sich geht, daß wir ihre einzelnen Phasen festhalten können. Marey, der das Problem lediglich vom mechanischen Gesichtspunkt aus angriff, begegnete den Schwierigkeiten der Untersuchung durch geschickte Experimente. Er ließ das Insekt die Zahl seiner Flügelschläge an einer rotierenden berußten Trommel aufzeichnen. Er bestimmte ferner die Bahn, welche die Flügelspitzen während des Fluges beschreiben, indem er die Flügel einer Wespe, deren Spitzen er vergoldet hatte, im blendenden Sonnenlicht schwingen ließ. Endlich suchte er den Insektenflug am Modelle nachzuahmen. Auf diese mühsame Weise gelang es Marey, die Flugbewegungen richtig zu analysieren. Über die motorischen Kräfte aber, welche die Bewegungen veranlassen, äußert er, verleitet durch seine Experimente am Modelle, recht irrige Ansichten. Ich gehe nicht näher auf seine Resultate ein, da ich sie später bei meinen eignen Beobachtungen schildern will. Nur darauf will ich hinweisen, daß man die Versuche Mareys nicht nachzuahmen braucht, um die Flügelbewegungen zu verstehen.

Ein Zufall ließ mich beobachten, daß man den Flügeln jede beliebige Flugstellung geben kann, wenn man auf den Thorax einer frisch getöteten Biene einen leichten Druck ausübt. Ja es genügt eine einfache, plötzliche Betäubung mit Chloroform, um die Flugbewegungen in den verschiedensten Phasen dauernd zu fixieren. Geleitet von diesen gelegentlichen Beobachtungen habe ich dann eine Anzahl Drohnen, die ihrer Größe wegen den Arbeitsbienen vorzuziehen sind, chloroformiert und die wichtigsten Stadien der Flügelbewegungen mit einem Leitzschen Mikrosummar 80 mm schwach vergrößert photographiert (Taf. XIX, Fig. 1–11). An der Hand dieser Bilder will ich die Lageveränderungen, welche die Flügel während des Fluges erleiden, schildern. Dabei wird es sich empfehlen, eine kurze Beschreibung der ruhenden Flügel vorauszuschicken.

In der Ruhelage (Taf. XIX, Fig. 10) liegen die Flügel der Rückenseite des Abdomens derart auf, daß die Vorderflügel die Hinterflügel vollständig verdecken. Die Hinterränder der Vorderflügel stoßen in der dorsalen Medianlinie zusammen oder greifen etwas übereinander. Infolgedessen laufen die Vorderrandadern der Körperlängsachse fast parallel. Wie bei der überwiegenden Mehrzahl der Hymenopteren sind auch bei den Bienen die ruhenden Flügel vollkommen ausgebreitet. Nur bei den Vespiden und *Leucopsis* werden nach Janet (6) die Vorderflügel in der Ruhe einmal der Länge nach gefaltet.

In der Ruhelage treten die sexuellen Größenunterschiede der

Flügel deutlicher hervor, als in jeder andern Stellung, weil man sie an der Körpergröße messen kann.

Bei den weiblichen Individuen überragt der Hinterleib stets die Spitzen der ruhenden Flügel. Am stärksten ist das infolge der Länge des Abdomens bei den Königinnen ausgeprägt, aber auch bei den Arbeiterinnen gut erkennbar. Die Flügel der Drohnen hingegen reichen über das Hinterleibsende hinaus.

Aus der Ruhelage kommen die Flügel dadurch in die Flugstellung, daß sie in der Horizontalebene gedreht werden, bis die Vorderrandadern nach den Seiten divergierend fast in einem rechten Winkel vom Körper abstehen. Zugleich werden beide Flügel jeder Seite zu einem einheitlich wirkenden Luftruder verbunden. Zu dem Zweck befindet sich in der Mitte des sonst nicht verstärkten Hinterrandes jedes Vorderflügels eine stark chitinisierte nach unten und vorn umgeschlagene Haftfalte (Taf. XX, Fig. 23 *Fh*). Ihr gegenüber entspringen vom Vorderrande des Hinterflügels einige nach oben und hinten umgebogene Häkchen (Fig. 23 *Fh*). Ihre Zahl schwankt nach Bachmetjew (15) zwischen 13—29.

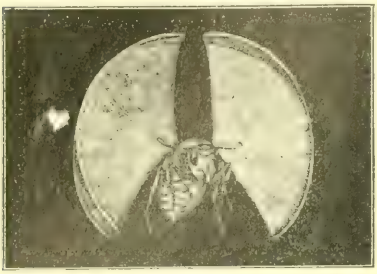
Indem der Vorderflügel über die Hinterflügel hingleitet, stößt seine Haftstelle an die Häkchen des Hinterflügels und vermittelt die Vereinigung der Flügelpaare.

Man darf aber nicht glauben, daß der Hinterflügel sich beim Ausbreiten der Flügel passiv verhalte und vom Vorderflügel vorgezerrt würde. Er rückt vielmehr selbständig vor, bis ihn der schneller vorwärts gleitende Vorderflügel aufnimmt.

In horizontaler Lage ausgebreitet (Taf. XIX, Fig. 11), besitzt die von den beiden Flügeln gebildete Flugmembran etwa die Form eines rechtwinkeligen Dreiecks, dessen längste Seite durch die Vorderrandader des Vorderflügels gebildet wird; von den beiden Katheten begrenzt die längere den Hinterrand, während die kürzere dem Körper parallel läuft. Durch diesen Schnitt der Flügel ist es bedingt, daß die äußerste Spitze der Flugmembran nahe an der Costalader des Vorderflügels liegt (Fig. 11).

Sobald die Flügel in die Arbeitsstellung gebracht sind, beginnen sie lebhaft zu schwingen. Ihre Lageveränderungen während des Fluges hat Marey sehr eingehend und klar beschrieben. Meine Beobachtungen stimmen mit seinen Resultaten im großen und ganzen überein. Wie Marey richtig erkannte, machen die Flügel zweierlei Bewegungen.

Schon auf den ersten Blick sieht man, daß die Flügel Vertikalschwingungen ausführen. Die Ausschläge nach oben und unten sind so groß, daß jede Flügelspitze fast einen Halbkreis beschreibt. Das erkennt man sehr gut an der Mareyschen Abbildung (Textfig. 1). Dabei kommen die Flügelspitzen über dem Rücken einander fast bis zur Berührung nahe. Bei der extremen Tiefstellung aber bleibt der Abstand bedeutend weiter.



Textfig. 1.
Flugbewegungen einer Wespe nach Marey.

Die Ebene, in der die Vertikalbewegungen vor sich gehen, steht nicht senkrecht zur Längsachse des Körpers, sondern schneidet sie etwas schräg. Daher sind die Flügel bei extremster Hochstellung, wie Fig. 8 sehr schön zeigt, schräg nach hinten gerichtet. Befindet sich dagegen der Flügel in der äußersten Tiefstellung (Fig. 9), so schaut er schräg nach vorn. Diese schräge Lage der Schwingungsebene hat man anscheinend bisher nicht beachtet. Man muß sie aber berücksichtigen, um zu einem vollen Verständnis der Flügelbewegungen zu gelangen.

Wie schon Marey feststellte, erfolgen die Vertikalbewegungen beider Flügelpaare vollkommen synchron, so daß ein sicherer und geregelter Flug erzielt wird.

Die Zahl der Flügelschläge suchte Marey mit Hilfe eines sinnreichen Apparates festzustellen. Er berußte einen Papiercylinder, der in 1 ½ Sekunden sich genau einmal um seine Achse drehte, und brachte mit einer feinen Pinzette das Insekt so nahe heran, daß durch jeden Flügelschlag etwas Ruß vom Cylinder weggewischt wurde. Aus der bekannten Umdrehungszeit des Apparates und der Zahl der Flecke berechnete er dann die Zahl der Flügelschläge des Insektes in einer Sekunde.

Nach seinen Berechnungen macht:

Musca domestica	330	Flügelschläge
Bombus	240	»
Apis	190	»
Vespa	110	»
Libellula	28	»
Pieris	9	»

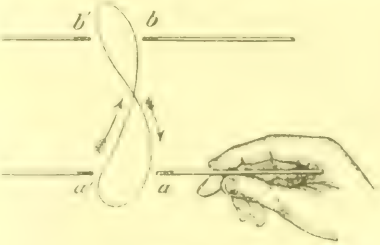
in der Sekunde.

Andre Beobachter sind zu abweichenden Resultaten gelangt. Interessant ist der Versuch Landois' (9), aus der Tonhöhe die Zahl der Schwingungen abzuleiten. Bekanntlich erzeugen die schlagenden Flügel den summenden Flügelton, dessen Höhe Landois auf a_1 bestimmte. Diesem Ton entsprechen 435 Schwingungen einer Metallzunge in der Sekunde. Eine solche Höhe soll jedoch der Flügelton nur haben, wenn die Biene unbelastet auf die Tracht ausfliegt. Kehrt sie schwerbeladen und ermüdet heim, so sinkt der Ton auf e_1, das 330 Schwingungen in der Sekunde entspricht. Ich selbst habe über die Zahl der Schwingungen keine Beobachtungen angestellt.

Dank den lebhaften Bewegungen vermögen die Flügel eine relativ große Arbeit zu leisten. Eine Biene ist imstande, im Fluge etwa $^3/_4$ ihres Körpergewichts zu tragen. Da sie im Durchschnitt 0,1 g wiegt, kann sie im Fluge 0,075 g transportieren. Dabei legt sie nach Digges (5) in der Stunde 19—32 km zurück.

Das Problem des Bienenfluges wird dadurch kompliziert, daß die Flügel außer den vertikalen Schwingungen noch eigenartige Drehbewegungen ausführen.

Auch Marey erkannte schon, daß die Flügelflächen während des Fluges Lageveränderungen erleiden, indem beim Heben ihre obere Fläche schräg nach hinten, beim Senken schräg nach vorn schaut. Infolgedessen beschreibt die Flügelspitze beim Auf- und Niedergehen einen Weg, welcher einer langgezogenen 8 gleicht (Textfig. 2). Marey veranschaulichte sich die Form der Schwingungsbahn durch folgendes Experiment. Er vergoldete die Flügelspitzen einer Wespe und beobachtete im direkten Sonnenlicht die Bahn der glänzenden Flügelspitze. Die Textfiguren 1 und 2 illustrieren seine Wahrnehmungen. Obgleich die Zeichnungen im großen und ganzen richtig sind, gehen die Lageveränderungen der Flügel nicht so einfach vor sich, wie es nach Mareys Darstellung den Anschein hat. Sobald man auf die Rückenplatte des Thorax drückt, schnellen die Vorderflügel in die Höhe und richten ihre Vorderrandadern nach oben (Fig. 3). Je mehr sie sich heben, um so stärker werden sie gedreht. Die Drehung ist so stark, daß man bei extremster Hochstellung die untere Fläche des Vorderflügels in der Ansicht von vorn fast vollständig überschauen kann (Fig. 4). Betrachtet man aber die hochgestellten Flügel mit einem Stereoskop oder einer Lupe, so erkennt



Textfig. 2.

Bahn der Vorderflügelspitze während des Fluges nach Marey man, daß die schmale Hinterrandpartie des Vorderflügels diese Drehung nicht mitmacht, sondern horizontal ausgebreitet bleibt. Infolgedessen wird der Vorderflügel unmittelbar vor der Hinterrandader gefaltet. In der Nähe dieser Ader liegt auch die Achse, um welche sich die Flügelwurzel dreht.

Der Hinterflügel wird zunächst durch den sich drehenden Vorderflügel wohl etwas mit hochgezogen, bleibt aber zum größten Teil auf dem Abdomen liegen. Dadurch erhält die ursprünglich flach ausgebreitete Flügelmembran die in Fig. 6 u. 7 abgebildete muldenförmige Gestalt. Nähert sich aber der Vorderflügel seiner extremsten Hochstellung, so fängt auch der Hinterflügel an, genau die gleichen Bewegungen wie der Vorderflügel auszuführen. Während er in die Höhe geht, dreht sich seine größere vordere Hälfte, bis sie in gleicher Lage mit dem Vorderflügel ist. Es erleidet also auch der Hinterflügel bei der Hochstellung eine Faltung vor der Analader, so daß die beiden Flügel jeder Seite bei der extremen Hochstellung einem leicht gefalteten Fächer vergleichbar sind.

Beim Senken nehmen beide Flügel zunächst wieder die horizontale Seitenstellung ein (Fig. 3, 11). Je tiefer sie aber heruntergehen, um so mehr neigen sie ihre Vorderrandadern nach unten (Fig. 4), so daß man bei extremster Tiefstellung die Oberfläche der ganzen Flugmembran übersehen kann (Fig. 5). Dieselbe ist jetzt vollkommen ausgebreitet und steht leicht nach oben gewölbt und stark nach vorn und unten geneigt vom Körper ab.

Die Drehbewegungen sind für die Funktion des Flugapparates unbedingt notwendig. Beim Aufschnellen der Flügel kommt es darauf an, den Luftwiderstand möglichst zu verringern. Infolgedessen dreht sich der Vorderflügel, bis seine vordere Schmalkante wie eine Messerschärfe die Luft durchschneidet. Beim Senken der Flügel dagegen muß ein möglichst großer Luftwiderstand erzeugt werden, um den Körper zu heben und vorwärts zu schieben. Die Natur erreicht dies in vollkommenster Weise dadurch, daß die sich senkenden Flügel ihre Costalkante schräg nach unten stellen. Da sie gleichzeitig etwas zurückgehen, schaufeln sie die Luft, ihre Tragfähigkeit mit der ganzen Fläche ausnützend, gewissermaßen zurück und verleihen dem fliegenden Insekt den nötigen Antrieb. Der Zweck der Flügeldrehung ist also, bei der Hochstellung der Luft eine möglichst kleine Fläche darzubieten, dagegen bei der Tiefstellung die ganze Flügelmembran zur Geltung zu bringen.

Die Hauptarbeit fällt dabei natürlich dem großen Vorderflügel zu. Die Hinterflügel sind jedoch nicht ganz untätig, wie Janet (6) meint, wenn er sagt: »Sie würden während des Fluges unbeweglich bleiben, wenn sie nicht den Vorderflügeln genähert und von ihnen mitgenommen würden.« Das mag für die Ameisen richtig sein, bei denen der Flugapparat überhaupt eine untergeordnete Rolle spielt, für Bienen und Wespen trifft es aber sicher nicht zu. Zum Beweis schneide man einer Biene die beiden Vorderflügel ab. Man wird das Schlagen der Hinterflügel nicht nur direkt beobachten, sondern auch einen durch die Vibration hervorgebrachten, eigentümlich hohen, singenden Ton vernehmen. Es imitieren also die Hinterflügel in beschränktem Grad alle Bewegungen der Vorderflügel.

Um die Darstellung zu vereinfachen, habe ich die beiden Bewegungsformen des Flügels, Vertikalschwingungen und Drehungen, gesondert behandelt. In Wirklichkeit erfolgen sie aber vollkommen gleichzeitig. Davon kann man sich jederzeit durch den Versuch überzeugen. Sobald man auf die vordere Hälfte des Thorax drückt, schnellen die Flügel in die Höhe und drehen sich fast um 90° nach oben. Die entgegengesetzte Aktion tritt ein, wenn man einen Druck auf die hintere Wand des Thorax ausübt. Mit dem Senken der Flügel hält die Drehung nach unten gleichen Schritt. Da die äußerste Spitze des Vorderflügels nicht in der Verlängerung der oben erwähnten Drehachse, sondern weiter vorn am Ende der Costalader liegt, muß sie bei jeder Drehung eine Schleife beschreiben, und zwar beim Heben nach oben, beim Senken nach unten. Durch die Vertikalschwingungen werden beide Schleifen zu einer Figur verbunden, die Marey als langgezogene 8 bezeichnet. Man kann sie sich sehr leicht vergegenwärtigen, wenn man mit der Hand die Bewegungen des Insektenfluges nachahmt.

Diese Tatsache, deren Tragweite noch niemand erkannt hat, gewinnt für die Lösung des Flugproblems bei der Biene eine ganz eminente Bedeutung, sobald man nach dem motorischen Antrieb für die mannigfachen Bewegungen und Lageveränderungen der Flügel fragt. Marey, der zum ersten Male dieser Frage nahe getreten ist, ließ sich durch seine Versuche am Modelle verleiten, Vertikalschwingungen und Drehungen auf verschiedene Ursachen zurückzuführen. Obwohl er keine Untersuchungen über die Flugmuskulatur angestellt hat, mißt er der Muskelwirkung eine ganz untergeordnete Bedeutung für die Flugbewegung bei. Er läßt Muskeln nur für die Vertikalschwingungen in Tätigkeit treten. Alle übrigen Lageveränderungen der Flügel führt er ausschließlich auf den Einfluß des Luftwiderstandes zurück. Der betreffende Hauptsatz seiner Theorie lautet: »Diese komplizierten Bewegungen müßten wohl die Existenz eines hochdifferenzierten Muskelapparates zur Voraussetzung haben. Aber die Anatomie läßt das Vorhandensein von Muskeln nicht erkennen, die geeignet wären, alle diese Bewegungen zu dirigieren. Man kennt von den Bewegungsmuskeln kaum Heber und Senker, und wenn man auch noch die mechanischen Bedingungen des Insektenfluges näher untersucht, wird man sehen, daß es genügt, eine durch die Muskulatur veranlaßte, sich wiederholende einfache Auf- und Abbewegung anzunehmen, um alle aufeinander folgenden Phasen hervorzubringen. Alle andern Bewegungen bewirkt der Widerstand der Luft.«

Marey gelangte zu diesem Schluß, indem er einen möglichst getreu nachgebildeten Insektenflügel durch einen kleinen Motor in lebhafte Schwingungen versetzte. Dabei sah er, daß die Endfläche der Flügel unter dem Luftwiderstand ähnliche Lageveränderungen erlitt, wie der Wespenflügel.

Diese Theorie ist jedoch grundfalsch. Es läßt sich natürlich nicht bestreiten, daß bei den außerordentlich schnell aufeinander folgenden Schlägen der Luftwiderstand die Haltung der Flügel etwas beeinflussen wird. Denn trotz des kräftigen Adernetzes bleibt der Flügel eine elastische Membran, die dem Druck des umgebenden Mediums nachgeben kann. Aber die extremen Bewegungen, welche besonders die Vorderflügel beim Schwingen erleiden, können nicht rein mechanisch erklärt werden, weil sie auch auftreten, wenn jeder Widerstand der Luft ausgeschaltet ist. Wie ich schon oben geschildert habe, kann man durch eine einfache Narkose alle Phasen der Flügelbewegung dauernd fixieren. Genau das gleiche erreicht man, wenn man durch einen zweckmäßigen Druck auf den Thorax die Flügel nötigt, Bewegungen auszuführen. Sie nehmen dann alle von Marey geschilderten Stellungen an und beharren darin, solange man den Thorax festhält. Gleichzeitig erkennt man ferner, daß die Vertikalbewegungen mit den Drehungen vollkommen synchron verlaufen, wie ich bereits betonte. Gerade dieser Umstand deutet darauf hin, daß beide Bewegungsformen nicht durch verschiedene Kräfte ausgelöst werden, sondern ein und dieselbe Ursache haben müssen. Als solche dürfen wir aber nicht den Luftwiderstand ansprechen, sondern die Wirkung von Muskeln. Schon die Tatsache, daß ich die Flugbewegungen der Flügel durch einen Druck auf den Thorax hervorrufen kann, weist darauf hin, daß wir den Motor für die Bewegungen im Thorax suchen müssen. Wer jemals den Thorax eines Insektes geöffnet hat, weiß, daß derselbe von mächtigen Muskelmassen ausgefüllt ist. Ihre Kraft würde jedoch nicht ausreichen, die mannigfachen Bewegungen der Flügel zu veranlassen, wenn nicht das Flügelgelenk so gebaut wäre, daß der Flügel auf einen einfachen Muskelzug mit Vertikalbewegung und Drehung zu gleicher Zeit reagieren muß. Es wird daher im folgenden meine Aufgabe sein, diesen wunderbaren Mechanismus, den noch niemand vom funktionellen Gesichtspunkt aus studiert hat, zu schildern. Aus praktischen Gründen will ich zunächst die Reliefeigentümlichkeiten des Thoraxpanzers, die für den Flug von Bedeutung sind, beschreiben.

II.

Der Flugmechanismus.

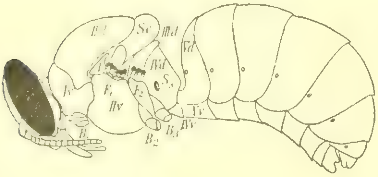
a. Die Reliefeigentümlichkeiten und die Gliederung des Meso- und Metathorax.

Das Relief des meso- und metathoracalen Hautskelettes ist bereits von Amans (1, 2, 3) bei *Xylocopa* beschrieben worden. Obgleich seine Untersuchungen außerordentlich ins Detail gehen, haben sie die anatomischen Eigentümlichkeiten, die für die Physiologie des Fluges bedeutungsvoll sind, wenig und zum Teil gar nicht berücksichtigt; daher mußte ich, um zu einem Verständnis des Flugaktes zu gelangen, die skelettalen Bildungen bei der Biene, soweit sie mit den Flugbewegungen in Beziehung stehen, einer erneuten Prüfung unterziehen.

Man kann vielfach die Ansicht hören, daß im Bereich des Thorax die Körperringe zu einer starren Kapsel verschmolzen seien, damit die im Thorax ausgespannten Flügelmuskeln ihre volle Kraft entfalten könnten. Von diesem irrigen Gedanken muß man sich frei machen, wenn man den Flugmechanismus der Biene verstehen will. Der mächtige und komplizierte Muskelapparat im Innern des Thorax wäre in der bestehenden Anordnung völlig wertlos, wenn die thoracalen Chitinringe der Beweglichkeit ermangelten. Es soll zunächst meine Aufgabe sein, die Gliederung der Flügelsegmente zu erläutern.

Das thoracale Hautskelet der Biene und aller apocriten Hymenopteren besteht, wie im ersten Teil der »Studien über die Honigbiene« von Dr. Zander festgestellt wurde, aus vier Segmenten, indem zu den drei wahren Brustringen Pro-, Meso- und Metathorax sich der erste Abdominalring als Mittelsegment gesellt (Textfig. 3). Von ihnen interessieren uns nur die beiden Flügelsegmente, Meso- und Metathorax. Da sie integrierende Bestandteile des Flugapparates bilden, folgt ihre Gliederung und feinere Modellierung anderen Gesetzen als an den übrigen Segmenten. Zwar sind sie, wie alle Körperringe, in einen ventralen und dorsalen Halbring (Bauch- und Rückenschuppe, Sternit und Tergit) gegliedert, aber die Verbindung beider Hälften gestaltet sich mit Rücksicht auf die Flügel total anders, als z. B an den Hinterleibsringen.

Auf den ersten Blick sieht man, daß der Grenzrand von Bauch- und Rückenschuppe am Meso- und Metathorax viel höher liegt, als am Abdomen (Textfig. 3 *v*, *d*). Während er am Hinterleib der Ventralseite genähert ist, verläuft er am Thorax ungefähr in der Mitte der Seitenwand. Infolgedessen haben die Teilstücke der beiden thoracalen Ringe annähernd gleichen Umfang. Am Abdomen dagegen treten die Bauchschuppen hinter die Rückenschuppen beträchtlich an Ausdehnung zurück. Wichtiger ist für unsre Betrachtungen die Verbindung beider Halbringe miteinander. Sie erfolgt am ganzen Körper durch die Lateralmembran. An den Abdominalringen ist diese Membran dorsal unter die Rückenschuppe nischenartig eingeschlagen, weil die größere Rückenschuppe lateral die kleinere Bauchschuppe überdeckt. Am Thorax liegen die Verhältnisse umgekehrt. Die Tergite können sich in die Sternite hineinsenken (Fig. 28). Das wird dadurch ermöglicht, daß der laterale Rand der Bauchplatte über die benachbarte Zone der Rückenplatte vorspringt und die Lateralmembran sich nach unten taschenartig einfaltet. Diese Verbindungsart hat eine große Bedeutung für die Flügelbewegungen, denn es leuchtet ohne weiteres ein, daß der Flügel in die Höhe schnellen muß, sobald die Rückenschuppe von oben her auf die Flügelwurzel drückt. In der Tat wird die Vertikalschwingung der Flügel im Prinzip durch die Verschiebungen der Tergite ausgelöst, wie bereits die älteren Autoren richtig erkannt haben. Diese Erkenntnis genügt jedoch nicht zur Lösung des Flugproblems bei der Biene. Man muß auch den feineren Bau der fraglichen Segmentteile berücksichtigen.



Textfig. 3.

Gliederung des Hautskelettes einer Drohne. Vergrößerung 1/5. B_{1-3}, Beine; *d*, Rückenschuppen; F_1, F_2, Flügel; S_{1-3}, Stigmen; *T*, Tegula; *v*, Bauchschuppen; *I—V*, Segmente.

Größe und Ausbildung der Meso- und Metathoracalplatten stehen in Korrelation zur Größe der Flügel. Entsprechend der Ausdehnung der Vorderflügel prädominiert der Mesothorax, mit dem geringeren Umfang der Hinterflügel harmoniert die schwache Ausbildung des Metathorax.

Zunächst will ich die Formeigentümlichkeiten der Bauchplatten beschreiben.

Das mächtige Mesosternum (Fig. 13 *II v*) baucht sich lateral und ventral stark aus, um Raum für die Bewegungsmuskulatur zu schaffen. Gegen die Flügelwurzel dagegen verschmälert es sich. Sein Vorderrand wird etwa in der Mitte von einer anal vorspringenden Zunge des Pronotums, unter der das erste Stigma liegt (Fig. 13 S_1), überlagert. Die an den Stigmendeckel grenzende Zone des Mesosternums ist leicht eingedrückt. Die benachbarte dorsale Wandpartie wölbt sich jedoch wieder vor und bildet einen buckelartigen Wulst, den ich als Mesosternalwulst bezeichnen will (Fig. 13 b_2). Er repräsentiert die höchste Stelle der oberen Sternalkante. Amans nennt ihn alifer, weil auf ihm die Wurzel des Vorderflügels ruht.

Zum Verständnis der Flügelbewegungen ist es wesentlich, daß die Kante des Sternalbuckels gegen das Metasternum zu allmählich abfällt (Fig. 13), um in der Nähe des zweiten Stigmas (S_2) in die Hinterrandleiste des Mesosternums überzugehen. Außerdem zeigt sie nach innen gegen die Lateralfalte zu eine sanfte Umbiegung, die stark chitinisiert ist. Auf diese Weise wird eine Art Gelenkhöcker geschaffen, über den die Flügelwurzel leicht hingleiten kann.

Da bei den mit rapider Schnelligkeit erfolgenden Flügelschlägen hohe Anforderungen an die Festigkeit des Buckels und die benachbarte Segmentpartie gestellt werden, ist die Wand durch ein System nach innen vorspringender Chitinleisten versteift, deren Verlauf am aufgehellten Präparat auch bei äußerer Betrachtung des Thorax zu verfolgen ist (Fig. 13). Wir sehen eine die Basis des Sternalbuckels begrenzende Leiste (*L*) in schräger Richtung gegen die Mitte des postsegmentalen Bauchschuppenrandes ziehen, nachdem sich von ihr ein schräg nach hinten und oben gegen das zweite Stigma (L_1) zu verlaufender Kamm abgezweigt hat. Die Hauptleiste (*L*) erreicht den Hinterrand nicht, sondern endet in einem kräftigen Chitinfortsatz (*x*), dessen Ursprungsstelle an der äußeren Panzerfläche durch ein in den Zapfen führendes Loch markiert ist (Fig. 13 *x*).

Das schmale Metasternum (Fig. 13 *III v*), das keilförmig zwischen das Mesosternum und die vierte Rückenschuppe (Fig. 13 *IV d*) eingeschoben ist, wiederholt im großen und ganzen die Formeigentümlichkeiten der zweiten Bauchschuppe. Hinter dem zweiten Stigma (Fig. 13 S_2) bildet es in genau derselben Weise wie das Mesosternum einen anal abfallenden und in die Gelenktasche umgebogenen Gelenkbuckel (Fig. 13 b_3). Da aber die Bewegungen der kleinen Hinterflügel schwach sind, fehlt dem Metasternum das Leistenwerk, welches dem Mesosternalbuckel Festigkeit verleiht.

Schon an der seitlichen Thoraxwand schwer von einander zu trennen, sind Meso- und Metathorax an der Ventralseite innig verwachsen. Ein hoher, vom Vorderrand des zweiten bis zum Hinterrand des dritten Brustringes in der ventralen Medianlinie kontinuierlich verlaufender Kamm (Fig. 25 u. 26 *K*) verbreitert sich etwa in der Mitte dieses Brustabschnittes nach beiden Seiten und gibt zwei Ästen den Ursprung. Der vordere Ast (Fig. 26 *as*) ragt frei in den seitlichen Thoraxraum hinein und wird durch Muskeln mit der Wand des zweiten Brustringes verbunden. Der hintere (Fig. 26 *bs*) dagegen ist mit dem Hautpanzer zwischen dem dritten und vierten Brustring fest verwachsen. Sieht man von vorn oder hinten in den Brustraum hinein, so zeigt dieser Balken die Form eines **T**-Trägers (Fig. 25 *as*).

Die innige Verbindung der beiden Sternite und die Ausbildung eines Systems kräftiger Strebepfeiler im Ventralraum des Thorax lassen die Tendenz erkennen, den Chitinpanzer des Meso- und Metasternums zu einem starren, feststehenden Ganzen zu verschweißen.

In schroffem Kontrast dazu stehen die zugehörigen Rückenplatten, die sich nicht nur gegeneinander, sondern auch gegen die ventralen Halbringe verschieben können. Ihre Gliederung und Modellierung soll im folgenden beschrieben werden.

Mehr noch als das Mesosternum prädominiert das Mesonotum (Mesotergit, Fig. 12 *II d*). Nach vorn und hinten mächtig ausladend, bedeckt es fast die ganze Rückenfläche des Thorax. Zwei Teile lassen sich deutlich an ihm unterscheiden, ein größeres vorderes Stück, das man gewöhnlich Scutum nennt (Fig. 12 *II d*), und ein schmäleres, postsegmentales, für welches die Bezeichnung Scutellum seit langem gebräuchlich ist (Fig. 12 *Sc*).

Das Scutum liegt dem Weichkörper als eine tief muldenförmig gehöhlte Chitinplatte auf, die an ihrem lateralen, der Vorderflügelwurzel benachbarten Rande für den Flugmechanismus wichtige Reliefeigentümlichkeiten aufweist. Dieser Rand (Fig. 12 *c*) verläuft, schräg nach hinten und oben ansteigend, vollkommen geradlinig. Nur an der hinteren Ecke dieser Kante befindet sich eine auffallende Bildung, nämlich ein ovaler Ausschnitt (Fig. 12 *Sf*), welchen eine äußerst starke, durch ihre tiefschwarze Färbung stets kenntliche Chitinverdickung umrahmt. Die Enden der halbringförmigen Randleiste ragen in Gestalt von zwei einander zugekehrten Haken, die wir Scutalhaken nennen wollen, frei vor. Die an dieses Chitingebilde angrenzende Wandzone des Scutums ist in einem ungefähr dreieckigen Bezirk leicht eingedrückt und gibt der Tegula (Fig. 12 *T*) den Ursprung, die von oben her die Flügelwurzel schützend überdeckt.

Den postsegmentalen, schön geschwungenen Rand des Scutums umsäumt das Scutellum als schmaler Bügel (Fig. 12 *Sc*). Seine mittlere dorsale Partie ist stark vorgewulstet. Gegen die lateralen Enden zu aber flacht es sich jederseits stark ab und gibt Lamellen und Fortsätzen den Ursprung. Von der äußeren Oberfläche ragt ventralwärts ein harter, seitlich komprimierter Chitinfortsatz vor, dem ich den Namen Sperrhöcker gebe (Fig. 12 *F*). Wichtiger erscheint ein zweiter längerer Fortsatz von fußförmiger Gestalt, der in das Innere des Thorax hineinschaut (Fig. 12 F_1). Seine nach vorn gerichtete Spitze liegt hinter dem Scutalausschnitt *Sf* und den beiden Scutalhöckern. Da er noch öfter erwähnt werden muß, nenne ich ihn Scutellarfortsatz. Eine unter das Metanotum greifende Lamelle (Fig. 21 *L*) umsäumt die ventral-laterale Partie des postsegmentalen Randes.

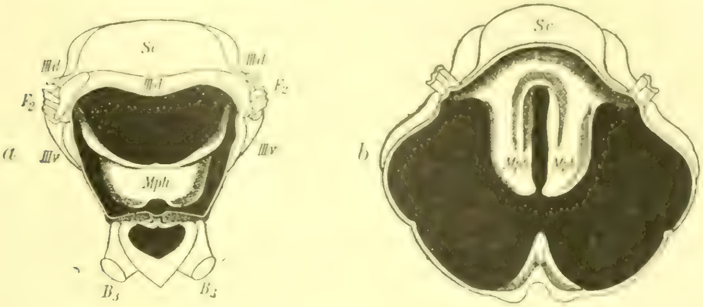
Das Scutellum ist in all seinen Teilen außerordentlich stark chitinisiert. Seinen Hinter- und Vorderrand versteift eine kräftige Leiste. Außerdem spannt sich im Innern des Scutellums jederseits zwischen Vorder- und Hinterrand ein bogenförmig von vorn und oben nach hinten und unten verlaufender fester Chitinkamm (Fig. 21 *Y*) aus. Diese Versteifungen deuten darauf hin, daß das Scutellum während des Flugaktes einem starken Druck zu widerstehen hat. Die Richtigkeit dieser Ansicht wird die weitere Untersuchung lehren.

Für die Funktion des Scutums und Scutellums ist ihre Verbindung miteinander und mit den benachbarten Segmentteilen sehr wichtig. Sie bleibt großenteils membranös. Die weiche Haut, welche die lateralen Ränder von Mesosternum und Mesonotum taschenartig nach hinten eingefaltet verbindet, setzt sich in der gleichen Gestaltung nach vorn zwischen Pronotum und Scutum fort. Die Falte wird hier sogar sehr tief und gestattet der vorderen Partie des Scutums ausgiebige Exkursionen nach unten. Davon überzeugt jederzeit ein Druck auf das Scutum. Diese Bewegungen könnten aber nicht erfolgen, wenn Scutum und Scutellum fest verwachsen wären.

Die Verbindung beider Skeletteile, die noch niemand beachtet hat, ist höchst merkwürdig und von fundamentaler Bedeutung für den Flugakt. In der mittleren dorsalen Partie, soweit das Scutellum, wie oben geschildert, sich stark vorwölbt, sind beide Stücke fest miteinander verbunden (Fig. 12). Sie können in dieser Region dank der Elastizität der Chitinsubstanz wohl federn, aber nicht gegeneinander verschoben werden. Jedoch an der lateralen Wand, wo das Scutellum sich verflacht (Fig. 12 *Sc*), tritt an die Stelle der festen Verbindung eine weiche, unter das Scutum eingeschlagene Membran. Dank dieser nachgiebigen Haut schiebt sich die postsegmental-laterale Partie des Scutums mit den Scutalhaken über die benachbarte Zone des Scutellums, sobald man einen Druck auf das Scutum ausübt. Dabei geht der kleine Ausschnitt mit den beiden Scutalhaken schräg nach hinten und unten. Der Ausschlag kann nur gering sein, da der vom Scutellum vorragende Sperrhöcker (*F*) der Bewegung eine Grenze setzt.

An das Scutellum schließt sich das Metanotum an (Fig. 12 *III d*). Seine größere dorsale Hälfte umgürtet als ganz schmale, wenn auch stark chitinisierte Spange den Rücken. Nur die laterale Zone entwickelt sich jederseits etwas breiter in Form einer dicht behaarten und leicht vorgewölbten dreieckigen Platte, deren hintere untere Ecke ziemlich weit vorragt. Der vordere Rand springt über die abgeflachte Partie des Scutellums, der hintere über die vierte Rückenschuppe vor, so daß dank der membranösen Verbindung der Teile oro-caudale Verschiebungen des Metanotums möglich sind. An das behaarte Feld grenzt gegen die Hinterflügelwurzel zu eine glattwandige und etwas eingebuchtete Zone, deren Rand ganz ähnliche Reliefbildungen aufweist wie das Mesonotum. Die dreieckige behaarte Partie stößt zunächst an ein **S**-förmiges Stück (Fig. 14 *Sc*), dessen hinteres, stark nach innen gebogenes Ende einen dem Scutellarfortsatz (F_1) nach Form und Lage homologen Fortsatz (F_2) treibt. An der vorderen Hälfte des Chitinstreifens, der dem Scutellum zu vergleichen ist, hängt ein aus breiter Basis sich verschmälernder stumpfer und flacher Anhang (Fig. 12, 14 *S*), aus dessen hinterer basaler Partie ein kräftiger, angelhakenartiger, nach außen gekrümmter Fortsatz (Fig. 14 *Sh*) entspringt, der lebhaft an die Scutalhöcker des Mesonotums erinnert. Wie ich später zeigen kann, hat er die gleiche Bedeutung wie jene. Die beschriebenen Teile (Fig. 14 *Mb*) verbindet eine schmale Membran, die ihnen beschränkte Bewegungen gestattet. Daher schiebt sich der hintere Fortsatz (Fig. 14 F_2) ein wenig unter den vorderen (*S*).

Es erübrigt noch, einer auffallenden Bildung zu gedenken, die für die Flügelbewegung große Bedeutung hat. Öffnet man nämlich den Thoraxpanzer vorsichtig vom Rücken her, so erblickt man in seinem hintersten Raum eine mächtige Spange (Textfig. 4*a Mph*), die, hart unter der Chitinhaut der Wölbung der vierten Rückenschuppe folgend (Fig. 12 *Mph*), von einer Seite auf die andre zieht. Sie führt den Namen Mesophragma. In der Mitte breit, muldenförmig ausgehöhlt und durch vorspringende Leisten versteift (Fig. 12 *Mph*), verschmälert es sich gegen seine lateralen Enden, um schließlich unter abermaliger Verbreiterung mit der lateralen Hälfte der Intersegmentalfalte zwischen dem Scutellum und dem Metathorax fest zu verwachsen. Das Mesophragma ist also eine Intersegmentalbildung. Wie ich feststellen konnte, geht sie zu Beginn der Nymphenzeit aus vollkommen getrennten lateralen Einsenkungen der Intersegmentalmembran zwischen Meso- und Metanotum hervor. Während diese Anlagen bei manchen Hymenopteren zeitlebens getrennt bleiben, *Sirex* (Textfig. 4 *b Mph*), wachsen sie bei Apiden und Vespiden, wie wohl bei allen apocriten Hymenopteren in den hinteren Thoraxraum hinein und verschmelzen in der Medianlinie zu einer einheitlich wirkenden Spange (Textfig. 4 *a Mph*). Die Bedeutung des Mesophragmas erkennt man leicht, wenn man von hinten einen Druck auf dasselbe ausübt. Die lateralen Spangenenden schieben dann das Metanotum und das Scutellum schräg nach vorn, weil sie mit beiden Skeletteilen fest verwachsen sind. Vom lateralen Ende des Mesophragmas steht jederseits dicht hinter dem Scutellarfortsatz (Textfig. 5 F_1) ein kleiner Chitinhebel ab, dessen Funktion wir später kennen lernen werden.



Textfig. 4.

Mesophragma von hinten gesehen. Vergr. 6/1. *a*, von *Apis mellifica* ♂. *b*, von *Sirex gigas*. B_3, Hinterbein; *d*, Rückenschuppen; *Fh*, Hinterflügel; *Mph*, Mesophragma; *Sc*, Scutellum; *v*, Bauchschuppen; *III*, *V*, Segmente.

Damit sind die Reliefeigentümlichkeiten des Meso- und Metathorax erschöpft. Um ihre Bedeutung für die Flügelbewegung würdigen zu können, will ich im nächsten Kapitel den Bau der Flügel und ihre Verbindung mit dem Hautskelet schildern.

b. Bau und Insertion der Flügel.

Das harmonische Zusammenwirken von Vorder- und Hinterflügel läßt von vornherein vermuten, daß beide nach dem gleichen Plan gebaut sind. In der Tat stimmen sie, abgesehen von untergeordneten Verschiedenheiten in Bau und Entstehungsweise, vollkommen überein. Frühzeitig werden beide an der seitlichen Wand des zweiten und dritten Segmentes als Epithelhöcker angelegt und wachsen während der Nymphenzeit zu plattenförmigen Anhängen aus, deren Chitinbelag eine obere und untere Fläche erkennen läßt. Obgleich sich am völlig ausgebildeten Flügel beide Lagen nur noch an der Flügelbasis voneinander trennen lassen, empfiehlt es sich doch, die doppelwandige Natur der Flügel im Gedächtnis zu behalten, weil die Modellierung der Ober- und Unterseite nicht in allen Flügelbezirken gleichmäßig durchgeführt ist.

Von jeher hat man am Insektenflügel zwei sehr ungleich große Teile unterschieden: die große, dreieckige Flügelmembran oder den eigentlichen Flügel und die winzig kleine Flügelwurzel (Fig. 22 u. 23).

Während die erstere in ihrem ganzen Umfange stets sichtbar ist, entzieht sich die Wurzel am unverletzten Tier der Beobachtung, weil sie größtenteils in der zwischen Tergit und Sternit sich einsenkenden Tasche liegt und wenigstens am Vorderflügel durch die vom Scutum vorspringende, muldenförmig gehöhlte Tegula von oben her überdeckt wird.

Die Reliefeigentümlichkeiten der Flügelmembran wurden wiederholt bis ins kleinste Detail beschrieben, so daß man nichts Neues darüber sagen kann. Trotzdem will ich sie kurz schildern, soweit sie für die Mechanik der Flügelbewegungen bedeutungsvoll sind.

Abgesehen von mancherlei Unebenheiten, breitet sich die Flügelmembran flach aus und wird von einem System längs- und querverlaufender Chitinleisten (Adern) durchzogen, die sie festigen und gespannt erhalten. Dieses Adernetz, das am fertigen Flügel vollkommen einheitlich erscheint, ist in Wirklichkeit doppelt, da es an der Ober- und Unterseite der Flügel gleichmäßig verläuft.

Die Verteilung des Adernetzes gestaltet sich bei der Biene folgendermaßen. Die Hauptrolle spielen drei Längsadern, die von der Wurzel der dreieckigen Gestalt des Flügels entsprechend strahlenförmig divergierend gegen die Flügelspitze laufen. Sie sind um so kräftiger, je näher sie dem Vorderrande liegen.

Den Vorderrand des Vorderflügels umsäumt die Costalader (Fig. 22 *C*), deren basale Hälfte vom Flügelmal an (*FM*) in zwei dicht aneinander liegende Leisten gespalten ist. Obwohl die Systematik beide Leisten als Costal- (*C*) und Subcostalader (*Sb*) unterscheidet, kann man sie vom funktionellen Gesichtspunkt aus nicht trennen, zumal sie an der Basis und am Flügelmal (*Fm*) verschmolzen sind.

Die Medialader (Fig. 22 *M*) bezeichnet ungefähr die Mittellinie der Flügel. An sie schließt sich in einiger Entfernung vom Hinterrand die Analader (Fig. 22 *A*).

Die in dem schmäleren proximalen Teile des Flügels isoliert verlaufenden Längsadern hängen in der breiteren distalen Hälfte durch Queradern zusammen. Die Mehrzahl derselben interessiert uns hier nicht. Nur die beiden Submedialadern (Fig. 22 *Sm*), welche in Gemeinschaft mit der Medial- und Analader die Submedialzellen begrenzen, verdienen Beachtung.

Das Adernetz des Hinterflügels (Fig. 22) ist in Anpassung an seine untergeordnete Bedeutung wesentlich einfacher. Statt der Costal- und Subcostalader verläuft nur eine einzige Leiste der Vorderkante entlang (Fig. 22 u. 23 *C*). Medial- und Analader dagegen (*M*, *A*) behaupten ihren Platz. Das System der Queradern erleidet eine starke Reduktion. Insbesondere fehlt die zweite Submedialader (Fig. 23 *Sm*).

Auch die Flügelwurzel wurde schon sehr gründlich untersucht. Wenn man sie sorgfältig vom Thorax löst, durch Macerieren mit Kalilauge von den anhängenden Weichteilen befreit und in Kanadabalsam eingebettet unter dem Mikroskop betrachtet, so löst sie sich in ein Gewirr kompliziert gebauter und gelagerter Chitinstücke auf (Fig. 24), mit deren Beschreibung man viele Seiten füllen kann. AMANS (1, 2, 3) und andre haben Größe, Form und Lage der Plättchen mit bewundernswerter Sorgfalt bei verschiedenen Hymenopteren beschrieben. Ich kann ihre Angaben für die Biene in vollem Umfang bestätigen, wenn auch specifische Differenzen nicht zu verkennen sind.

Diese minutiösen Beschreibungen haben jedoch das Problem des Bienenfluges seiner Lösung keinen Schritt näher gebracht, weil meine Vorgänger, verwirrt durch den Anblick ihrer Präparate, sich von der falschen Vorstellung leiten ließen, daß die Natur in der Flügelwurzel etwas fundamental Neues geschaffen habe. Da sie die Wurzel für sich studierten, gelangten sie zu dem Schluß, daß ihre Reliefbildungen in keinem morphologischen Zusammenhang mit dem Adernetz der Flügelmembran stünde.

Auch ich war beim Beginn meiner Studien in der Ansicht befangen, daß man am Flügel Membran und Wurzel scharf unterscheiden müsse und habe viel kostbare Zeit auf die mühsame Feststellung und Beschreibung der Wurzelplättchen verwendet. Nach und nach drängte sich mir aber die Überzeugung auf, daß die bisher übliche Gliederung des Flügels durchaus naturwidrig sei. Indem ich die Wurzel bei extremster Hoch- und Tiefstellung durch Entfernung des Meso- und

Metanotums freilegte und die Verschiedenheiten der Wurzel- und Flügelteile studierte, erkannte ich, daß man Wurzel und Membran als einheitliches Ganzes betrachten muß. Die Längsadern, welche konvergierend gegen die Flügelbasis ziehen, enden hier nicht, um völlig fremden Bildungen Platz zu machen, sondern setzen sich auf die Flügelbasis fort. Besonders klar läßt dies der einfach gebaute Hinterflügel erkennen (Fig. 23). Ohne merkliche Unterbrechung verlaufen Costal- (*C*) und Anal-(*A*)ader durch Membran und Wurzel. Sie geben dabei allerdings ihren geraden Verlauf auf, und biegen sich nicht nur nach hinten um, sondern erhalten auch eine reichere und kräftigere Modellierung. Die Chitinablagerung beschränkt sich aber durchaus auf die Oberseite des Flügels. Die Unterseite bleibt hier vollkommen membranös. Dazu kommt der Umstand, daß die basalen Enden der Flügeladern nicht mehr über eine ebene, sondern stark gekrümmte Fläche verlaufen, weil die Flügelwurzel etwa wie eine hohle Hand gewölbt ist, um sich dem Sternalbuckel anschmiegen zu können.

Der Erkenntnis des morphologischen Zusammenhanges zwischen dem basalen und distalen Flügelrelief, die von eminenter Bedeutung für das Verständnis des Flugaktes ist, reiht sich eine weitere, nicht minder wichtige Tatsache an.

Wenn man einen Bienenflügel aufmerksam betrachtet, sieht man dicht vor der Analader (*A*) einen ganz schmalen, hellen Streifen (Fig. 22 u. 23 *Mf*) verlaufen, der eine schwach chitinisierte Zone der Flügelmembran anzeigt. Er zieht an der durch einen kleinen Einschnitt bezeichneten Berührungsstelle der Analader mit dem hinteren Flügelrande beginnend, gegen die Flügelwurzel. Die Submedialadern (Fig. 22 u. 23 *Sm*), welche von der Medial- zur Analader senkrecht herüberziehen, werden durch diese helle Linie deutlich unterbrochen. Kontinuierlich fortlaufend, setzt sich der membranöse Streifen auf die Flügelwurzel fort (Fig. 15, 16, 24 Mf_1). Er wird hier sogar sehr breit und bildet eine die Flügelwurzel zerklüftende weite und tiefe Falte, die man besonders deutlich in den Figuren 15 und 16 sieht. Diese scheinbar ganz nebensächliche Eigentümlichkeit, die am dunkel gefärbten Flügel von *Xylocopa* mehr auffällt (Fig. 20 *Mf*) als am zarten Bienenflügel, beansprucht unser lebhaftestes Interesse; denn in dieser Zone faltet sich der Flügel seiner ganzen Länge nach, sobald wir ihn durch einen Druck auf das Scutum zur Hochstellung und Drehung zwingen. Sie markiert mithin eine Grenzlinie, durch die jeder Flügel in eine größere costale und eine schwächere anale Hälfte geteilt wird (Fig. 22 u. 23 *Cf*, *Af*). Es empfiehlt sich, diese Gliederung der weiteren

Betrachtung zugrunde zu legen, weil beide Hälften sich während des Flugaktes verschieden verhalten.

Im Costalfeld (Fig. 23 *Cf*) des Vorderflügels verlaufen Costal-, Subcostal- und Medialader (*C*, *Sb*, *M*). Von ihnen tritt die Medialader (*M*) in keine Beziehungen zu den Chitinbildungen der Wurzel, sie endet ziemlich unvermittelt in der Übergangszone zwischen Flügelmembran und Wurzel (Fig. 22 *M*). Dagegen setzt sich die Costalader (Fig. 23 *C*), nachdem sie sich mit der Subcostalader (Fig. 23 *Sb*) vereinigt hat, kontinuierlich auf die dorsale Wand der Flügelbasis fort (Fig. 23 *W*). Sie biegt dabei leicht nach hinten um und verliert sich in einer breiten, stark chitinisierten Partie der Flügelwand. Diese Zone besteht scheinbar aus mehreren Platten. In Wirklichkeit sind es aber nur stärker modellierte und chitinisierte Felder eines einheitlichen Areales. Besonders deutlich treten zwei Stücke hervor, die ich als Costal- und Präcostalplatte (Fig. 15—17) bezeichnen will.

Die stark gewölbte Costalplatte (Fig. 16 *Cp*) ist eine Verbreiterung der hinteren Kante der Costalader (*C*). Ihre freien, abwärts gekrümmten Ränder (Fig 16 *Cp*) springen dachartig nach hinten über die Furche (Fig. 16 Mf_1), welche die Flügelwurzel durchzieht, frei vor. Nur die der Analader (Fig. 16 *A*) benachbarte Ecke stützt ein kleiner Chitinpfeiler (Fig. 16 *x*), der gelenkig mit dem Ende der Analader verbunden ist. Unter der Costalplatte und locker mit ihr verbunden liegt gewissermaßen eine Etage tiefer ein hakenförmiges Chitinstück (Fig. 16 *h*), das mit einem kleinen schnabelähnlichen Ende über die basale Kante derselben hervorschaut.

Den Vorderrand der Costalader ziert die nach vorn geneigte Präcostalplatte (Fig. 16, 24 *Cpr*) als ein dreieckiges Chitinstück, dessen distale zugespitzte Hälfte dicht behaart ist, während die basale Kante eine gelenkhöhlenartige Vertiefung trägt (Fig. 16 u. 17 *g*). In ihr articuliert das Endstück der Costalader, das ich den Wurzelstift nenne (Fig. 15, 16, 17 *Wst*). Amans bezeichnet ihn als Sigmoide. Er ist durch seine Form und Lage ausgezeichnet und spielt eine große Rolle bei den Flügelbewegungen. Am besten läßt er sich einem Schraubenschlüssel vergleichen, dessen oberer Schenkel (Fig 16 u. 17 *a*) sich an die Präcostalplatte ansetzt, während der untere (Fig 17 *b*) den Chitinhaken (*h*) von hinten und unten umfaßt. Beide Äste sitzen auf einem langen, spitz auslaufenden Stiel (Fig. 17 *c*), der nahezu rechtwinkelig gegen seine Schenkel abgeknickt, sehr schräg nach hinten und unten gerichtet ist. Von der den Schenkeln entgegengesetzten Seite des Stiftes entspringt ein nach oben schauender, knorriger Höcker

(Fig. 17 *Stf*), den ich als Stielfortsatz anspreche. Er begrenzt einen kleinen, nach oben offenen Ausschnitt des Wurzelstiftes.

Der Verlauf der Costalader im Wurzelteil des Flügels ist für die Flugmechanik außerordentlich wichtig. Mit dem Übergang auf die gewölbte Fläche der Flügelbasis krümmt sie sich in sanftem Bogen nach hinten, um dann im Wurzelstift ziemlich unvermittelt und steil nach hinten und unten zu verlaufen. In der ganzen Ader ist nur an der Berührungsstelle des Wurzelstiftes mit den vorhergehenden Chitingebilden eine gelenkige Unterbrechung vorhanden, der übrige Teil bildet eine einheitliche starre Leiste.

Wesentlich einfacher liegen die Verhältnisse im analen Flügelbezirke. Die Analader findet ihre Fortsetzung an der Flügelbasis in einer starren Chitinleiste (Fig. 17 *Pf*), die, in jeder Flügellage rechtwinkelig gegen die Analader abgeknickt, wie ein Pfeiler unter ihrem verdickten Ende steht. Da sie tatsächlich ein Träger der hinteren Flügelpartie ist, wie ich später schildern werde, bezeichne ich sie als Analpfeiler. Sein unteres Ende biegt unter starker Verbreiterung nach vorn um (Fig. 17 Pf_1) und schafft einen breiten Sockel für den aufwärts gerichteten Schenkel, an den sich nach hinten drei kleine sattelförmige Chitinstückchen anschließen (Fig. 24 *s*).

Der Hinterflügel ist nach dem gleichen Plan gebaut wie der Vorderflügel. Ein Blick auf die Fig. 15 und 19 belehrt uns, daß wir die Teile der Vorderflügelwurzel ohne jegliche Schwierigkeit am Hinterflügel wiederfinden. Ihr Konnex mit Costal- (Fig. 15 *C*) und Analader (Fig. 15 *A*) tritt viel klarer zutage, als am Vorderflügel, weil ihre Modellierung einfacher ist. Wohl machen sich Form- und Größenunterschiede bemerkbar, aber sie sind zu nebensächlich, um hier genauer analysiert zu werden. Nur auf die plumpere und einfachere Gestalt des Wurzelstiftes will ich hinweisen (Fig. 15 *Wst*). In Fig. 15 *h* erkennt man auch sehr gut den winkelförmigen Chitinhaken *h*, dessen einer Schenkel an die Unterseite der Costalplatte (*Cp*) stößt, während der andre in den Ausschnitt des Wurzelstiftes (*Wst*) hineinragt.

Nachdem wir den Bau des Flügels kennen gelernt haben, erhebt sich die wichtige Frage, wie die Flügelwurzel mit dem Meso- bzw. metathoracalen Hautskelet in funktionellen Zusammenhang tritt. Die Verbindung erfolgt in höchst einfacher Weise. Während der frühen Nymphenzeit hängen die Flügel, wie bekannt, als flache Platten an der seitlichen Thoraxwand. Sobald sich aber die einzelnen Ringe in Bauch- und Rückenschuppe gliedern, rückt die basale Partie der Flügelwurzel nach und nach zwischen Rücken- und Bauchplatte des

Meso- und Metathorax, indem sich die Lateraltasche rings um den Wurzelstift tütenförmig schräg nach hinten und unten einsenkt. Ist der Stiel des Wurzelstiftes auf diese Weise fast vollständig unter den lateralen Rand des Scutums geschoben (Fig. 18 *Wst*), so umfassen ihn die beiden Scutalhaken (Fig. 18 *II d*) oberhalb seines Stielfortsatzes (Fig. 18), während sein Ende sich mit der Spitze des Scutellarfortsatzes verbindet (Fig. 18 F_1). Die Reliefbildungen der analen Flügelpartie können dem Wurzelstift schon deswegen nicht folgen, weil sie wesentlich kürzer sind. Sie gehen keine innigen Beziehungen zum Mesonotum ein, sondern bleiben außerhalb des Chitinpanzers. Der Analpfeiler (Fig. 18 *Pf*), der rechtwinkelig nach unten gegen die Analader abgebogen ist, bildet sich zum Träger der analen Flügelpartie aus, indem er mit seinem verbreiterten Sockel auf der abgerundeten Kante des Mesosternums fußt (Fig. 18 *II v*). Diese Stütze ist notwendig, um den ruhenden Flügel in der horizontalen Lage zu erhalten. Wenn nämlich der Flügel in die Lateraltasche hineingezogen wird, legt sich seine gewölbte Basis über die Sternalkante, bis ihre vordere Partie ein Widerlager auf dem Sternalbuckel findet. Da aber der Buckel nach hinten abfällt, müßte sich die anale Flügelpartie senken, bis ihre Basis Halt an der Sternalkante gewänne. Eine horizontale Flügellage wäre dann ganz undenkbar. Daher stellt die Natur unter die Analader den Pfeiler und gleicht so in wunderbarer Weise den Höhenunterschied zwischen dem Sternalbuckel und der tieferliegenden analen Kante des Mesosternums aus.

Abgesehen von der Lateralmembran, die alle Teile der Wurzel mit den benachbarten Skeletelementen vereinigt, erfolgt also die Verbindung des Flügels mit dem motorischen Apparat einzig und allein durch den Wurzelstift. Durch seine Vermittlung treten Scutum und Scutellum aber nicht mit der ganzen Flügelfläche, sondern nur mit der größeren costalen Partie in Verbindung. Das ist eine wichtige Tatsache, deren Tragweite noch dadurch gesteigert wird, daß die schräge Lage des Wurzelstiftes sich der Druckrichtung von Scutum und Scutellum ausgezeichnet anpaßt. Wie ich im ersten Abschnitt geschildert habe, kann sich auch das Scutum nur nach hinten und unten verschieben, während die Exkursionen des Scutellums in entgegengesetzter Richtung schräg nach vorn und oben gehen. Es bedarf keiner langen Erklärung, daß in diesen Wechselbeziehungen der Schlüssel zur Lösung des Flugproblems gegeben ist, denn die Verschiebungen des Wurzelstiftes müssen sich bei seinem innigen Zusammenhang mit der

Costalader auf das Costalfeld der Flügel übertragen. Welche Folgen das für die Flügellage hat, wird im nächsten Abschnitt zu untersuchen sein. Hier muß ich nur noch auf die bedeutsame Tatsache hinweisen, daß das Scutum bzw. das Scutellum jederseits nur an einem Punkt auf den Wurzelstift wirken können. Darin liegt die Erklärung für den synchronen Verlauf der Vertikal- und Drehbewegungen jedes einzelnen Flügels.

Die Insertion des Hinterflügels am Metathorax erfolgt nach dem gleichen Prinzip wie beim Vorderflügel (Fig. 19). Der schräg nach hinten und unten gerichtete Wurzelstift (Fig. 19 *Mst*) wird beim Einziehen des Flügels in die Lateraltasche von dem angelhakenartigen Fortsatz (*Sh*) des vorderen Vorsprunges (*S*) am Metanotum umfaßt. Seine Spitze verbinden weiche Membranen mit der hinteren fußförmigen Verlängerung der dritten Rückenplatte (F_2).

Der Anschluß des Flügels an den motorischen Apparat erfolgt also bei der Biene nach total andern Prinzipien als beim Vogel, obwohl die Flugbewegungen nicht wesentlich verschieden zu sein scheinen. Während dem Vogelflügel ein Kugelgelenk mannigfache Exkursionen im Raume gestattet, sehen wir bei der Biene eine hebelartige Verbindung der einzelnen Teile des Flugapparates. Mit seiner Basis zwischen die etwas gegeneinander verschobenen Ränder der Bauch- und Rückenplatten eingelenkt, muß der Flügel auf Verschiebungen der Segmentteile durch Ausschläge seines frei vorragenden Teiles reagieren. In welchem Umfange er das tut, darüber herrschen ganz irrige Meinungen. Die älteren Autoren, soweit sie sich überhaupt mit der Mechanik des Flügels befaßt haben, sind der Ansicht, daß durch die Lageveränderungen der Rückenplatten lediglich vertikale Schwingungen ausgelöst werden könnten. Die Drehbewegungen dagegen wurden bisher auf den Luftwiderstand zurückgeführt. Ich habe bereits im ersten Kapitel (S. 526) ausgesprochen, daß diese Ansicht durch das Experiment widerlegt wird, welches durch den gleichzeitigen Verlauf von Vertikal- und Drehbewegungen auf einen gemeinsamen Antrieb für beide Bewegungsformen hinweist. Derselbe ist in einem komplizierten Muskelapparat gegeben, dessen Anordnung und Wirkungsweise wir im nächsten Abschnitt studieren wollen.

c. Anordnung und Wirkungsweise der Muskeln.

Die Verschiedenheit der Konstruktionsprinzipien, welche den Bau des Vogel- und Bienenflügels beherrschen, kommt in der Anordnung der Muskulatur recht klar zum Ausdruck. Während in den Vogelflügel Muskeln ziemlich weit hineinziehen, um an seinen Skeletteilen zu inserieren, ist dies beim Bienenflügel nicht der Fall. Wohl greifen durch Vermittlung langer Chitinsehnen zahlreiche kleine Muskeln an seine Basis, aber zwischen die Chitinlamellen dringen sie nicht ein. Die grobe Präparation zeigt sogar, daß die Hauptmasse der Flügelmuskulatur nicht direkt mit ihnen in Verbindung tritt. Diese Tatsachen sind bekannt und haben zur Unterscheidung von direkten und indirekten Flugmuskeln geführt. Mit den topographischen Differenzen harmoniert ihre funktionelle Bedeutung. Während die indirekten Muskeln die eigentlichen Flugbewegungen auslösen, kommen die direkten nur für Verschiebungen in der Horizontalen in Frage.

Zahlreiche Muskeln strahlen von der seitlichen Wand des Sternums direkt an die Flügelbasis. Sie besitzen ausnahmslos einen relativ geringen Umfang, weil die mächtigen indirekten Flugmuskeln fast den ganzen Thorax ausfüllen. Infolge ihrer geringen Größe entgehen sie leicht der Beachtung, so daß es verzeihlich ist, wenn manche Autoren, wie Luks (12) sie ungenau angegeben haben. Zuverlässig sind die Beschreibungen von Amans (1, 2, 3) und Janet (6).

Die direkten Muskeln bewirken, soweit sich überhaupt die Funktion jedes einzelnen Muskelchens eruieren läßt, lediglich Exkursionen in der Horizontalebene, indem sie die Flügel aus der Ruhelage in die Flugstellung bringen und umgekehrt.

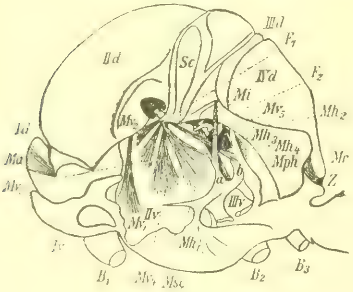
An die Wurzel des Vorderflügels greifen fünf Muskeln an (Textfig. 5 Mv_{1-5}). Von ihnen inseriert einer an seinem vorderen Ende (Mv_1). Er zieht aus der vorderen Partie des Mesosternums ($II\,v$) dicht hinter dem ersten Stigma dorsalwärts bis zu einem kleinen der Präcostalplatte benachbarten Plättchen. Seine Wirkungsweise ergibt sich aus seiner Ansatzstelle und seiner Richtung. Ohne Zweifel bringt er den Flügel aus der Ruhestellung in die Fluglage.

An die hintere Hälfte der Wurzel heften sich vier Muskeln. Drei davon (Mv_{2-4}) gehen dicht nebeneinander von vorn her an die weiche Falte, welche die Flügelbasis in eine costale und anale Hälfte teilt. Wie man sich durch das Experiment überzeugen kann, kehrt bei ihrer Kontraktion der Flügel nach Beendigung des Fluges in die Ruhelage zurück. Die merkwürdige Tatsache, daß dazu drei Muskeln nötig sind, findet vielleicht in dem beschränkten Raum ihre Erklärung: da zu einem Muskel der Platz nicht reicht, wird seine Masse in drei Portionen über die laterale Wand des Mesosternums verteilt.

Während die drei Retractoren vor dem Analpfeiler inserieren, setzt sich an dem ersten seiner Basis von hinten her anliegenden Chitinplättchen ein kleiner, sehr langer Muskel an, der zum hinteren Ast des Sternalgerüstes zieht (Mv_5). Über seine Funktion kann man im Zweifel sein. Vielleicht darf man ihn als Antagonisten der drei Retractoren ansprechen. Da beim Zurücklegen der Flügel der Analpfeiler, dem Zug der Retractoren nachgebend, umfallen könnte, ist der Muskel vielleicht dazu bestimmt, den Pfeiler in senkrechter Lage zu erhalten, so daß die Flügel auch in der Ruhe horizontal stehen bleiben.

Die vier direkten Muskeln (Textfig. 5 Mh_1—$_4$) des Hinterflügels sind ähnlich angeordnet wie am Vorderflügel. Aber während die Vorderflügelmuskeln sich über die breite Fläche des Mesosternums übersichtlich verteilen, drängen sie sich in der kleinen lateralen Partie des Metasternums dicht zusammen.

Unter dem umgeschlagenen Vorderrande des Metasternums entspringend, zieht ein Vorziehmuskel (Mh_1) an eine verhärtete Stelle der vorderen Flügelwurzel. An der analen Basis des Hinterflügels liegen die Verhältnisse umgekehrt als am Vorderflügel. Von vornher greift nur ein kleiner, an der lateralen Wand des Metasternums fixierter Muskel (Mh_2) an das Analfeld, während zwei größere Muskeln, von denen der eine (Mh_3) neben dem vorgenannten, der andre (Mh_4) in der vorderen Partie der vierten Rückenschuppe entspringt, sich an einem weiter hinten von der Basis des Flügels nach innen vorragenden Fortsatz anheften. Sie wirken wohl in ähnlicher Weise als Retractoren wie am Vorderflügel.



Textfig. 5.

Direkte und kleinere indirekte Flugmuskeln. Innenansicht der rechten Thoraxhälfte. Vergrößerung 12/1. *a*, vordere Spange des sternalen Stützgerüstes; B_{1-3}, Beine; *b*, hintere Spange des sternalen Stützgerüstes; *d*, Rückenschuppen F_1, Scutellarfortsatz; F_2, hinterer Fortsatz des Metanotums; Mv_{1-5}, Vorderflügelmuskeln; *Ma*, Retractor des Scutums; Mh_{1-4}, Hinterflügelmuskeln; *Mi*, Muskel des Chitinhebels; *Mph*, Mesophragma; *Mr*, Retractor des Mesophragmas; *Msc*, Retractor des Scutellums; *Sc*, Scutellum; *v*, Rückenschuppen; *z*, Insertionsstelle des Muskels *Mr*; *I—IV*, Segmente.

Für die Flügelbewegungen in der Horizontalebene spielt sicher der Wurzelstift die Rolle einer Drehachse. Bei dem innigen Zusammenhange der basalen Chitinteile ist es gar nicht anders denkbar, als daß der Flügel sich um den von den Scutalhaken bzw. dem angelhakenartigen Zapfen des Metanotums umklammerten Stiel des Wurzelstiftes dreht. Gleichzeitig allerdings dreht sich wohl die Achse mit, da sie mit der Flügelwurzel verbunden ist.

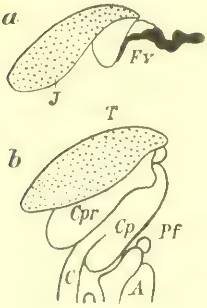
Für die eigentlichen Flugbewegungen kommen nur die indirekten Muskeln in Frage. Obwohl an Zahl gering, sind sie außerordentlich mächtig entwickelt und füllen fast den ganzen Thoraxraum aus, so daß für die übrigen Organe kaum noch Platz bleibt. Abgesehen von einigen kleineren Muskelzügen finden sich vier mächtige Muskelpakete, von denen das eine Paar vertikal, das andre longitudinal den Thorax durchsetzt (Taf. XX, Fig. 27, 28 *Vm*).

Die Vertikalmuskeln (Fig. 28 *Vm*) liegen in der größeren lateralen vorderen Partie des Mesothorax als zwei keilförmige, nach unten breit ausstrahlende Fasermassen, welche sich zwischen Bauch- und Rückenplatte ausspannen. Da das Mesonotum (Fig. 27 *II d*) viel weiter kopfwärts reicht, als das Mesosternum (Fig. 27 *II r*), verlaufen die Muskeln nicht senkrecht zwischen Ventral- und Dorsalwand, sondern schräg von vorn und oben nach unten und hinten. Dieser Verlauf gibt wichtige Aufschlüsse über ihre Wirkungsweise.

Wenn diese beiden Muskeln sich kontrahieren, wird die vordere Hälfte des Scutums, die beweglich mit dem Prothorax verbunden ist (Fig. 27 *I d*), schräg nach hinten und unten gezogen. Sie folgt dem Muskelzug willig, weil der postsegmental-laterale Rand des Scutums, durch eine weiche Membran mit dem Scutellum vereinigt, sich schräg nach hinten und unten über die seitliche abgeflachte Partie des Scutellums schieben kann. Bei der innigen Verbindung des Scutums mit der Flügelbasis überträgt sich der Druck auf den Wurzelstift. Der Effekt ist zunächst eine Verschiebung desselben nach unten, der ein Ausschlag des frei vorstehenden Flügels nach oben folgt, weil ein Ausweichen nach unten durch die Sternalkante verhindert wird. Infolgedessen nähert sich die Spitze des sich aufrichtenden Wurzelstiftes der Sternalkante (Fig. 16 *Wst*). Nun schaut aber weder der Wurzelstift senkrecht nach unten, noch erfolgt der Druck des Scutums in dieser Richtung, vielmehr zielen beide schräg nach hinten. Daher muß der obere Schenkel des Wurzelstiftes, der an der Präcostalplatte hängt, diese Platte nach hinten herüber zerren (Fig. 16 *Cpr*). Dank der engen Verbindung der Costalader mit der Präcostalplatte wird der Zug auf die distale Flügelpartie übertragen. Ihm kann jedoch nur die costale Flügelhälfte nachgeben, weil nur sie durch die im Wurzelstift endende Costalader an den motorischen Apparat angeschlossen ist. Sie dreht sich um nahezu 90° nach oben und hinten, so daß man, wie im ersten Abschnitt geschildert wurde, bei Betrachtung der extremsten Hochstellung ihre Unterseite von vorn überschauen kann. Das Analfeld, das beim Hochschnellen des Flügels als Anhängsel der Costalpartie selbstverständlich die Vertikalschwingungen mitmachen muß, wird durch die Drehbewegung nicht im geringsten irritiert, denn sie steht in keinem engeren funktionellen Zusammenhang mit dem Scutum und dem Wurzelstift. Gestützt auf den Analpfeiler bewahrt sie ihre ursprüngliche Lage. Der Flügel faltet sich daher der Länge nach in der membranösen Zone (Fig. 16 Mf, Mf_1), indem sich die hintere Partie des Costalfeldes sternalwärts senkt. Die Folgen des Vorganges treten besonders deutlich an der Flügelwurzel zutage. Die Costalplatte schiebt, indem sie sich um den an der Analader articulierenden Fortsatz (x) etwas dreht, ihre anale Partie nach hinten und unten herunter, so daß ihr basales Ende in die tiefe Tasche (Mf_1) hineinragt, welche die Flügelwurzel spaltet.

Diese Verschiebung wird jedoch erst durch den analen Abfall des Sternalbuckels ermöglicht. Verliefe die Sternalkante horizontal, so könnte sich das Costalfeld des Flügels niemals schief stellen.

Den Grad der Drehung, welche der Vorderflügel auf diese Weise ausführt, kann man sehr gut an seiner Stellung zur Tegula abschätzen, die unverrückbar an der seitlichen Wand des Scutums befestigt ist. Bei extremster Hochstellung dreht sich die Flügelwurzel (Textfig. 6 *a Fv*) so weit nach hinten, daß sie nur von einer kleinen analen Partie der Tegula (*J*) bedeckt wird.



Textfig. 6.

Lagebeziehungen des Flügels zur Tegula (punktiert). *a*, bei extremer Hochstellung, *b*. bei extremer Tiefstellung. Vergrößerung 12/1. *A*, Analader; *C*, Costalader; *Cp*, Costalplatte; *Cpr*, Präcostalplatte; *Fv*, Flügel; *Pf*, Analpfeiler; *J* u. *T*. Tegula.

Den Verschiebungen des Wurzelstiftes nach hinten und unten stellt die innige Verbindung seiner Spitze mit dem Scutellarfortsatz scheinbar ein Hindernis entgegen. Derselbe wird aber durch einen vom Fortsatz breit an die seitliche Körperwand ausstrahlenden Muskel (Textfig. 5 *Msc*) ausgeschaltet, der den Scutellarfortsatz nach unten und hinten zieht.

Mit außerordentlich einfachen Mitteln wird also eine große und mannigfache Wirkung erreicht. Durch einen einzigen, kräftigen Ruck der beiden Vertikalmuskeln werden Hochstellung und Drehung des Vorderflügels veranlaßt. Am rechten und linken Flügel gehen diese Bewegungen durchaus synchron vor sich, weil die paarigen Muskeln nur durch Vermittlung einer einheitlichen Platte auf den Wurzelstift wirken können.

In genau derselben Weise wird der Hinterflügel gehoben und gedreht.

Ein Muskelpaar (Fig. 19 *Mm*) setzt sich jederseits an den hinteren Fortsatz (Fig. 19 F_2) des Metanotums an, um schräg nach hinten und unten an das sternale Endoskelet zu ziehen. Unter seinem Einfluß geht der Wurzelstift schräg nach hinten und unten. Der Effekt ist derselbe wie am Vorderflügel.

Sobald die Kontraktion der großen mesosternalen Vertikalmuskeln nachläßt, geht das Scutum (Fig. 27 *H d*) wieder in die Höhe, teils dank seiner federnden Verbindung mit dem Scutellum (Fig. 27 *Sc*), teils dem Zuge der Muskeln (Fig. 27 *Ma*) folgend, welche seinen vorderen Rand mit dem Prothorax verbinden. In demselben Moment treten die Longitudinalmuskeln (Fig. 29 u. 30 *Lm*) in Aktion, die rechts und links vom Herzen (Fig. 29 *H*) und dorsal vom Darm (*D*) die mittlere Partie des Thorax ausfüllen. Sie strahlen sehr schräg von der mittleren verbreiterten Partie des Mesophragmas (Fig. 29 u. 30 *Mph*) an das Scutum, dessen ganze mediane Zone vom vorderen bis zum hinteren Rande (Fig. 30 *H d*) sie beanspruchen. Ahmt man an einem frisch getöteten Tier die Wirkungen der Longitudinalmuskeln durch einen Druck auf die vierte Rückenplatte oder nach ihrer Entfernung direkt auf das Mesophragma nach, so stoßen die lateralen Enden des Mesophragmas (Fig. 21 *Mph*), die mit dem Scutellum (*Sc*) fest verwachsen sind, den Scutellarfortsatz (F_1) samt dem an ihm befestigten Wurzelstift in schräger Richtung nach vorn und oben, so daß er sich wieder von der Sternalkante entfernt (Fig. 17 *Wst*). Derselbe schiebt mit seinem unteren Schenkel (Fig. 17 *b*) den hart unter der Costalplatte liegenden Chitinhaken (*h*) in die Höhe. Infolgedessen hebt sich die anale Partie der Costalplatte, so daß sich die gehöhlte Basis der Flügel über den Sternalbuckel nach außen rollend nach vorn herunter neigt. Da der distale Flügelteil dieser Bewegung folgen muß, senken sich die Vorderflügel nicht bloß, sondern stellen ihre Costalfläche schräg nach vorn und unten. Betrachtet man den Vorderflügel bei extremer Tiefstellung (Fig. 17), nach vorsichtiger Entfernung des Mesonotums von hinten, so sieht man von seinen Basalteilen außer dem schief gestellten Wurzelstift (*Wst*) und dem Chitinhaken (*h*) nur den Hinterrand der Costalplatte (*Cp*) und den steil aufgestellten Analpfeiler (*Pf*), weil die Flügelwurzel nach vorn überhängt. An der Tegula (Textfig. 6 *b T*) gemessen, ist der Drehungsausschlag so groß, daß die Costalkante des Flügels (*C*, *Cpr*) mit dem Vorderrand der Deckschuppe (*T*) fast in gleicher Linie steht.

Vollkommen gleichzeitig mit dem Vorderflügel vollführt der Hinterflügel die gleichen Bewegungen. In demselben Moment, in dem das Scutellum vorgeschoben wird, rückt auch das Metanotum in der gleichen Richtung vor. Dieses harmonische Zusammenarbeiten der beiden Dorsalplatten ist in der intersegmentalen Lage des Mesophragmas begründet, welches sowohl am hinteren Rande des Meso- als auch am vorderen des Metathorax inseriert (Fig. 21 *Mph*). Der Muskelapparat für die Senkbewegungen ist also gegenüber den Hebemuskeln wesentlich vereinfacht. Während für Vorder- und Hinterflügel gesonderte Vertikalmuskeln vorhanden sind, genügt der Druck eines einzigen Muskelpaares, um beide Flügel zugleich zu senken und zu drehen.

Nach dem Erschlaffen der Longitudinalmuskeln ziehen zwei kleine Muskeln, welche, von einem unbedeutenden Fortsatz der vierten Rückenschuppe hart über dem Hinterleibsstiel (Fig. 29 u. 30 *IV d*) entspringend, seitlich ausstrahlen, das Mesophragma in die Ruhelage zurück. Ob ein winziger Muskel (Textfig. 5 M_2), der sich zwischen dem vorderen Ast des Sternalgerüstes und einem kleinen am lateralen Mesophragma herunterhängenden Chitinhebel ausspannt (Textfig. 5 *Mi*), dazu dient, die vordere Partie des Mesophragmas zurück und herunterzuziehen, vermag ich nicht zu entscheiden. Möglicherweise wirkt er durch Vermittlung kleiner Chitinstückchen (Fig. 24 *s*) zusammen mit dem direkten Muskel Mv_5 (Textfig. 5), um den Analpfeiler aufrecht zu erhalten.

Man hat sich die Wirkungsweise der Longitudinalmuskeln bisher anders vorgestellt. Da sie sich vorn an das bewegliche Scutum ansetzen, erschien als nächster Effekt ihrer Kontraktion nur eine Verschiebung des Scutums selbst denkbar. Man kam natürlich durch diese Annahme in Schwierigkeiten, denn dieselbe Platte, welche die Flügel hebt, sollte sie auch senken. In dem Bemühen, diesen Widerspruch zu beseitigen, gelangte man zu ganz irrigen Vorstellungen über die Wirkung der Longitudinalmuskeln. JANET (6) z. B., der sich in jüngster Zeit mit demselben Problem beschäftigt hat, glaubte in der Elastizität des Chitins die Lösung gefunden zu haben. Wenn sich durch die Kontraktion der Longitudinalmuskeln die vorderen und hinteren Ränder des Mesonotums einander nähern, soll sich das Gewölbe des Scutums gegen den Rücken zu erhöhen und den Seitenrand heben. Dadurch soll die Flügelwurzel nach aufwärts verlagert werden, so daß der Flügel nach unten ausschlägt.

Obgleich diese Vorstellung verlockend klingt, ist sie nicht richtig, denn in Wirklichkeit kann sich das Scutum nicht in der Kraftrichtung der Longitudinalmuskeln bewegen. Nur das Mesophragma ist in dieser Richtung verschiebbar. Um das zu verstehen, muß man sich an die eigenartige Verbindung des Scutums mit den benachbarten Skeletstücken erinnern. Seitlich und vorn durch Membranen an Scutellum, Mesosternum und Pronotum angeheftet, verwächst es in der medianen Partie seines Hinterrandes fest mit dem Scutellum. Die in der Nachbarschaft dieser Verwachsungsnaht inserierenden Longitudinalmuskeln können daher keine Verlagerung des Scutums bewirken, zumal die feste Versteifung des Scutellums jedem Druck widersteht. Nur die untere und vordere Partie des Mesonotums könnte dem Muskelzuge folgen, wenn ihm nicht die beiden Muskeln entgegenwirkten, welche den präsegmentalen Rand des Scutums mit dem Prothorax verbinden (Fig. 30 *Ma*). Sie scheinen zwar im Vergleich zu den Longitudinalmuskeln schwach entwickelt und ihrer Aufgabe als Antagonisten wenig gewachsen, aber man muß bedenken, daß sie nur die Wirkung der ventralen Fasern auszugleichen brauchen, da die dorsalen an der festliegenden analen Partie des Scutums einen Widerstand finden.

Am Schlusse meiner Untersuchung fasse ich die Resultate kurz zusammen.

Ausgehend von der Beobachtung, daß durch einen Druck auf den Thorax der Flügel in vertikale und drehende Bewegungen versetzt werden kann, gelangte ich im Gegensatz zur bisherigen Auffassung zu der Überzeugung, daß der Synchronismus beider Bewegungsformen nur in der Einheitlichkeit des Antriebes, d. h. in der Muskelwirkung, Erklärung findet. Die eingehende morpho-physiologische Analyse des Flügelmechanismus hat den einwandfreien Nachweis geliefert, daß meine Ansicht richtig war. Alle Teile des Flugapparates sind in so wunderbarer Weise aneinander gefügt, daß ein Muskelzug in vertikaler oder longitudinaler Richtung ausreicht, um alle komplizierten Bewegungen auszulösen, da er nur einen einzigen Angriffspunkt an der Flügelwurzel findet. Obgleich ich überzeugt bin, das Problem des Insektenfluges seiner Lösung etwas näher gebracht zu haben, darf man doch meine Befunde nicht ohne weiteres auf andre Insektengruppen übertragen. Soweit ich nach gelegentlichen Beobachtungen urteilen kann, unterliegt der Flugmechanismus selbst innerhalb der Insektenklasse großen Variationen. Sie einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, wäre eine lohnende und dankenswerte Aufgabe.

Erlangen, 15. Dezember 1909.

Literaturverzeichnis.

1. P. C. **Amans**, Essai sur le vol des insectes. Revue des scienc. naturelles. Montp. Paris. sér. 3. Tom. II. p. 469—490. 1883.
2. — Essai sur les organes du vol des Hyménoptères. Ibid. sér. 3. Tom. III. p. 485—522. 1884.
3. — Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Des organes du vol chez les insectes. Annales des scienc. naturelles. Zool. sér. 6. Tom. XIX. 1885.
4. S. **Chabrier**, Essai sur le vol des insectes. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. Tom. XIII. Cah. 3, 4. 1822. Mir war nur der Auszug der drei Bände über den Flug der Insekten zugänglich in **Meckels** Archiv für Physiologie. Bd. VII. S. 588. 1822.
5. **Digges**, Der Bienenflug. Irish Bee Journal 1908.
6. **Charles Janet**, Notes sur les Fourmis et les Guêpes. Extraits des comptes rendus des séances de l'académie des Sciences. 15. (Sur le mécanisme du vol chez les insectes.) 1899.
7. — Observations sur des Guêpes. Ibid. 1903.
8. M. **Jurine**, Observations sur les ailes des Hyménoptères. Memoire della reale Accademia d. sc. di Torino. (Recueil des Mém. de l'académie des sciences de Turin.) Tom. XXIV. 1820.
9. H. **Landois**, Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Diese Zeitschr. Bd. XVII. 1867.
10. P. A. **Latreille**, De la formation des ailes des insectes. Mémoire sur divers sujets de l'histoire naturelle des insectes, de géografie ancienne et de chronologie. Paris. Heft 10. 1819.
11. R. **Lendenfeld**, Beitrag zum Studium des Fluges der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie. Biol. Centralblatt XXIII. 1903.
12. C. **Luks**, Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jenaische Zeitschrift für Naturw. und Medizin. Bd. XVI. 1883.
13. M. E. J. **Marey**, Mém. sur le vol des insectes et des oiseaux. Annales des sciences nat. Sér. 5, Zool. Tom. XII. 1869.
14. — Recherches sur le mécanisme du vol des insectes. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 6 année. 1869.
15. P. **Bachmetjew**, Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen usw. Diese Zeitschr. Bd. LXLIV. S. 1. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnungen:

A, Analader;
Af, Analfeld;
a, oberer Schenkel des Wurzelstiftes;
as, vorderer Ast des sternalen Stützgerüstes;
B_{1-3}, Beine;

bs, hinterer Ast des sternalen Stützgerüstes;
b_2, Mesosternalbuckel;
b_3, Metasternalbuckel;
C, Costalader;
Cf, Costalfeld;
Cp, Costalplatte;
Cpr, Präcostalplatte;
c, Stiel des Wurzelstiftes;
D, Darm;
d, Rückenschuppen;
F, Sperrhöcker des Scutellums;
Fh, Hinterflügelhäkchen;
$Fl_{1,\,2}$, Vorder- u. Hinterflügel;
Fm, Flügelmal;
F_1, Scutellarfortsatz;
F_2, hinterer Fortsatz des Metanotums;
H, Herz;
h, Chitinhaken;
he, Chitinhebel;
K, Chitinkamm des sternalen Stützgerüstes;
Lm, Indirekter Longitudinalmuskel;
L, L_1, Leistenförmige Versteifungen;
M, Medialader des Mesosternums;
Ma, Muskel zwischen Scutum und Prothorax;
Mb, Membran;
Mf Mf_1, Membranfalte;
Mph, Mesophragma;
Mr, Retractor des Mesophragmas;
Pf, Analpfeiler;
Pf_1, Basalplatte des Analpfeilers;
S, vorderer Fortsatz des Metanotums;
Sb, Subcostalader;
Sc, Scutellum;
Sf, Scutalhöcker;
Sh, Haken des Metanotums;
$Sm_{1,\,2}$, Submedialader;
Stf, Stielfortsatz;
S_{1-3}, Stigmen;
s, Chitinstück;
T, Tegula;
v, Bauchschuppen;
Vm, Indirekter Vertikalmuskel;
W, Flügelwurzel;
Wst, Wurzelstift;
x, *y*, besondere Stellen des Skelettes;
I, *II*, *III*, *IV*, Segmente.

Tafel XIX.

Die wichtigsten Flugstadien, aufgenommen an Drohnen mit Mikrosummar Leitz 80 mm. Vergr. $^1/_3$.

Fig. 1—5. Die Hauptphasen der Flügelbewegung, von vorn gesehen.
Fig. 6. Hochstellung von hinten gesehen.
Fig. 7. Die gleiche Stellung von oben gesehen.
Fig. 8. Extreme Hochstellung in Seitenansicht.
Fig. 9. Extreme Tiefstellung in Seitenansicht.
Fig. 10. Ruhelage von oben.
Fig. 11. Fluglage von oben.

Tafel XX.

Fig. 12—19 und Fig. 21—30, Teilbilder von Drohnen, Fig. 20. Flügel von *Xylocopa*.

Fig. 12. Linke Seitenansicht des Meso- und Metanotums. Vergr. 12 : 1.

Fig. 13. Linke Seitenansicht des Meso- und Metasternums. Vergr. 12 : 1

Fig. 14. Linke laterale Partie des Metanotums. Vergr. 43 : 1.

Fig. 15. Linker Hinterflügel bei extremer Hochstellung von hinten gesehen. Vergr. 43 : 1.

Fig. 16. Linker Vorderflügel bei extremer Hochstellung von hinten gesehen. Vergr. 43 : 1.

Fig. 17. Linker Vorderflügel bei extremer Tiefstellung von hinten gesehen. Vergr. 43 : 1.

Fig. 18. Verbindung des Wurzelstiftes mit Scutum und Scutellum (am Vorderflügel) schematisiert. Vergr. 21 : 1.

Fig. 19. Verbindung des Wurzelstiftes mit dem Metanotum (am Hinterflügel). Vergr. 21 : 1.

Fig. 20. Basale Partie des linken Vorderflügels von *Xylocopa*. Vergr. 6 : 1.

Fig. 21. Laterale Partie von Scutellum und Metanotum mit dem Mesophragma. Vergr. 21 : 1.

Fig. 22. Linker Vorder- und Hinterflügel. Vergr. 7 : 1.

Fig. 23. Basale Hälfte der beiden Flügel. Vergr. 10 : 1.

Fig. 24. Wurzel des Vorder- und Hinterflügels. Vergr. 20 : 1.

Fig. 25. Sternales Stützgerüst von hinten gesehen. Vergr. 6 : 1.

Fig. 26. Dasselbe von oben gesehen. Vergr. 6 : 1.

Fig. 27. Indirekter Vertikalmuskel im Tangentialschnitt. Vergr. 12 : 1.

Fig. 28. Querschnitt durch den Mesothorax. Vergr. 12 : 1.

Fig. 29. Schiefer Transversalschnitt durch den Thorax. Vergr. 12 : 1.

Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch den Thorax. Vergr. 12 : 1.

Beiträge zu einer Monographie der Nematodenspecies Ascaris felis und Ascaris canis.

Von

H. Glaue.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 26 Figuren im Text.

Die Verschiedenheit der äußeren Form der *Ascaris* aus Hund und Katze, die mir bei meinen an Nematoden angestellten Versuchen auffiel, gab Veranlassung zu einer vergleichenden Untersuchung beider Formen, deren Ergebnis im nachfolgenden niedergelegt ist, und die in mancher Beziehung Abweichendes von dem ergab, was bisher darüber veröffentlicht ist.

Das Material für die nachfolgenden Untersuchungen stammte aus Katzen, denen ich sofort nach eingetretenem Tode die noch lebenden Würmer entnahm. Schwieriger war die Beschaffung des Materials aus Hunden. Die mir gütigst von den hiesigen Instituten zur Verfügung gestellten Hundeleichen enthielten — wahrscheinlich infolge Unterernährung — durchweg keine Parasiten. Erst durch die Liebenswürdigkeit der Herren Direktoren und Abteilungsvorsteher an den tierärztlichen Hochschulen zu Berlin, Hannover, Gießen und Stuttgart gelangte ich in den Besitz ausreichenden Materials. Nach den mir von dort gewordenen Mitteilungen ist das Vorkommen von Ascariden im Hunde nicht so häufig, als man nach dem Vorkommen in Katzen anzunehmen geneigt ist. Zu besonderem Dank aber bin ich dem Direktor des Museums für Naturkunde zu Berlin, Herrn Professor Dr. Brauer, verpflichtet, der mir die Ascaridensammlung des Museums zur Durcharbeitung freundlichst zur Verfügung stellte.

Die in Frage stehenden Nematoden werden zum erstenmal 1684 von Redi genannt und abgebildet, als *Lombrichi lunghi* mit dem Vorkommen in den Eingeweiden von Hund, Katze und Löwe. Der Name entspricht dem *Lumbricus teres* späterer Autoren. Aber noch Linné führt nur *Ascaris vermicularis* und *lumbricoides* an. Erst den großen Helminthologen aus der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts blieb es vorbehalten, Klarheit in die Kenntnis der Eingeweidewürmer zu bringen. GOEZE und BLOCH stellten 1782 zuerst ein System für die Vermes intestinales auf; ersterer führte die Ascariden unter den »unbewaffneten rundlichen Würmern« an, letzterer als Vermes intestinales teretes. ZEDER, ein Schüler und Freund GOEZES, gab 1803 der »Classe« der Rundwürmer den Namen *Ascaris* und benannte das Genus *Ascaris* als *Fusaria*. Wenige Jahre später 1808/1809 brauchte RUDOLPHI indessen die noch heute gebräuchlichen Bezeichnungen Nematoidea für die Ordnung der Rundwürmer und den Genusnamen *Ascaris* mit 55 Species in seiner Vermium intestinalium historia naturalis, die er auch in der 1819 erfolgten Ausgabe der Entozoorum species beibehielt, und worin er das Genus *Ascaris* mit 85 Species aufführte. Wenn ich noch hinzufüge, daß außer den vorgenannten noch andre Helminthologen, wie WERNER, FRÖHLICH, SCHRANK, DUJARDIN, GMELIN, BRUGIÈRE und DIESING ihre Aufmerksamkeit den Nematoden zugewendet haben, erscheint es nicht auffallend, daß dem hier behandelten Rundwurm im Laufe der Zeit 22 Namen[1] zugelegt wurden, was bei einem großen Teil der Schriftsteller ohne nähere Untersuchung nur nach dem Vorkommen in verschiedenen Tieren geschah, da man annahm, daß jedes Tier seine ihm eigentümlichen Parasiten beherberge. Selbst Bellingham hat noch 1839 unsrer *Ascaris* den Namen »*alata*« beigelegt, da er sie für einen neugefundenen Parasiten des Menschen hielt, obgleich ihm die Ähnlichkeit mit der *Ascaris* der Katze nicht unbekannt war.

---

[1] *Lumbricus canis* Werner, 1782.
Ascaris teres canis Göze, 1782.
Ascaris teres felis Göze, 1782.
Ascaris teres vulpis Göze, 1782.
Ascaris caniculae Schrank, 1788.
Ascaris cati Schrank, 1788.
Ascaris felis Gmelin, 1789.
Ascaris vulpis Fröhlich, 1789.
Ascaris triquetra Schrank, 1790.
Ascaris tricuspidata Bruguiére, 1791.
Ascaris Werneri Rudolphi, 1793.
Fusaria Werneri Zeder, 1800.
Fusaria mystax Zeder, 1800.
Fusaria triquetra Zeder, 1800.
Ascaris mystax Rudolphi, 1801.
Ascaris marginata Rudolphi, 1801.
Ascaris leptoptera Rudolphi, 1801 (pour le lion).
Ascaris microptera Rudolphi, 1819 (pour le loup).
Ascaris brachyoptera Rudolphi, 1819 (pour la genette).
Ascaris alata Bellingham, 1839.
Ascaris macroptera Diesing, 1851.
Ascaris canis aurei Rudolphi, ?.

Wie ich bereits früher[1] mitgeteilt habe, hat man in neuerer und neuester Zeit die *Ascaris* aus Hund und Katze für identisch gehalten. Daß dies nicht der Fall ist, und äußere Verschiedenheiten dazu nötigen, beide auseinander zu halten, habe ich ebendort bereits nachgewiesen. Wie die vorliegende Arbeit zeigen soll, ist außerdem noch eine Reihe anatomischer und histologischer Unterschiede vorhanden, welche die in der früheren Publikation vertretene Ansicht über die Verschiedenheit von *Ascaris felis* und *Ascaris canis* vollauf bestätigen.

Übrigens hat man auch früher schon an der Identität der beiden Formen gezweifelt, so taten dies vor allem Goeze und Rudolphi 1800, die nach der Flügelform auf die Zugehörigkeit zu zwei verschiedenen Species schlossen[2].

Die erste ausführliche Beschreibung des Hundespulwurms mit richtiger Wiedergabe der Flügelform gibt Werner, 1782, unter dem Namen *Lumbricus canis*. Von dem Spulwurm der Katze finden wir nach Redi die erste Beschreibung mit der entsprechenden Flügelform bei Goeze, 1782, der ihn als *Ascaris teres felis* anführt; aus den Arbeiten dieser Forscher entnehme ich daher auch die Rechtfertigung der von mir gewählten Namen *Ascaris felis* für den Spulwurm der Katze und *Ascaris canis* für den des Hundes.

---

[1] Zoolog. Anz. Bd. XXXIII. Nr. 24/25.

[2] Goeze, Erster Nachtrag. S. 46:

»Anmerk. II. Diese drey Spulwürmer — *Fusaria Werneri*, *triquedra* und *mystax* — sind sehr nahe miteinander verwandt, unterscheiden sich aber auch sehr leicht durch ihre Seitenmembranen.

So sehr auch die *Fusaria Werneri* durch ihr ellyptisches Kopfende mit der *Fusaria triquedra* verbunden ist, ebenso nahe gränzt auch diese (*triquedra*) durch ihre halb eyförmige ellyptische Seitenmembrane an die halb eyförmige der *Fusaria mystax*. Sonach würde die *triquedra* in einem künftigen System zwischen diesen beyden — *Fusaria Werneri* und *mystax* — zu stehen kommen.

Anmerk. III. Es wundert mich daher garnicht, wenn mein schätzbarster Freund, Herr D. Rudolphi, nur zwey Arten aus diesen drey Spulwürmern macht, und mit folgenden Karakteren im Natursystem aufgestellt zu sehen wünscht:

A. Werneri: capite depresso, utrinque membrana semilanceolata,

A. Felis: capite depresso utrinque membrana semiovata.

Da aber unter seiner *A. Werneri* die beyden Spulwürmer — aus Hunden und Füchsen — begriffen sind: ich aber, wie ich bereits oben erwiesen habe, vom Gegentheile überzeugt bin; so habe ich sie in obige zwey Arten abgetheilt, und den Spulwurm aus den Hunden *Fusaria Werneri*, jenen aber aus den Füchsen *Fusaria triquedra*, welchen Namen schon Schrank diesem Wurme beygelegt hatte, genennt.«

Untersuchungsmethoden.

Von den Konservierungs-, Aufhellungs- und Färbemethoden wurden die von den verschiedenen Autoren angegebenen durchgeprüft. Endgültig verwandt wurde als Konservierungsflüssigkeit konzentrierte Sublimatlösung und Alcohol absolutus je zur Hälfte und 1 % Eisessig. Wenn man mit der heißen Lösung die noch lebenden Ascariden übergießt, so ergibt dies ein ganz ausgezeichnetes Material, da sich die Würmer ausstrecken und die den lebenden Tieren eigentümliche spiralförmige Aufrollung aufgehoben wird. Die Zersetzung der toten Würmer geht so überaus rasch vonstatten, daß sie, einige Stunden nach dem Tode aus dem Darm entnommen, als einwandfreies Material kaum noch gelten können. Beeinflußt wird die Zersetzung wahrscheinlich teils durch die Absonderungen der meist stark entzündeten Darmschleimhaut, teils durch das in den später zu erwähnenden Saftbahnen enthaltene Secret. Anderseits macht es keine Schwierigkeiten, die Würmer mehrere Tage in physiologischer Kochsalzlösung bei 33 bis 35° C lebend zu erhalten. Selbst die darunter vorhandenen zerschnittenen Exemplare bewegten sich noch 8 Stunden lebhaft darin. Den Beginn der Zersetzung bemerkt man an einem starken Geruch nach Buttersäure.

Zur Färbung wurde Hämatoxylin Delafield, Hämalaun, Orcein und Pikrokarmin verwendet, worin die Würmer zerschnitten und in toto gelegt wurden. Eine Nachfärbung der Schnitte war stets notwendig. Orcein, das ich nach dem Vorgange Toldts anwandte, gibt brauchbare Färbungen, allerdings nicht in dem Maße, wie Toldt sie bei *Ascaris megalocephala* gefunden hat. Für Kernfärbung wurde Eisenhämatoxylin verwendet, für die Seitenlinien eignet sich besonders ein Gemisch von Auramin und Methylenblau.

Zur Untersuchung ganzer Tiere und einzelner Stücke in gefärbtem und ungefärbtem Zustand eignet sich neben Origanumöl und Bergamottöl noch besonders Nelkenöl. Notwendig ist dabei ein mehrere Tage andauerndes Einlegen.

Versuche, durch Zupfpräparate Klarheit über die einzelnen Schichten der Cuticula zu gewinnen, ergaben kein zufriedenstellendes Resultat, wenngleich an den zerzupften Rändern bisweilen Teile einzelner Schichten hervorragten. Der Zweck wurde leichter und sicherer durch Längsschnitte erreicht, bei denen der Schnitt nicht genau parallel zur Längsachse des Tieres geführt wurde, so daß die einzelnen Schichten der Cuticula schräg angeschnitten wurden. Zu allen Schnittpräparaten wurde möglichst frisches Material verwandt, bei dem Cuticula, Hypodermis und Muskulatur noch in fester Verbindung standen. Bei älterem Alkoholmaterial sind die vorgenannten Schichten wie die einzelnen Schichten der Cuticula selbst durch Schrumpfung voneinander gelöst. Schnitte aus diesem letzteren Material wurden aber zum Vergleich ebenfalls herangezogen.

TOLDT[1] gibt (S. 6) an, »die Cuticula von *Ascaris* hebt sich nicht wie etwa die von *Lumbricus*, nach einer bestimmten Behandlung ganz oder auch nur streckenweise von ihrer Matrix ab, man muß vielmehr immer erst diese von der Cuticula abpräparieren«. Dies trifft für unsre beiden Species nicht zu. Legt man frisches oder älteres Alkoholmaterial einige Stunden in Wasser, so beginnt sich die Cuticula — und nur diese — von der Hypodermis loszulösen in Gestalt von kleinen Blasen, die sich bald über größere Strecken verteilen und sich leicht abtrennen lassen. Daß bei dieser Methode keine Veränderungen durch Maceration stattfinden, konnte durch Vergleiche mit frischem Material sicher festgestellt werden. Dies geschah in der Weise, daß aus etwa 1 cm langen Körperstücken erst die Geschlechtsröhren mit der Pinzette vorsichtig entfernt wurden. Dann wurde die Körperwand in der Längsachse des Tieres aufgeschnitten und nun mit Nadel und Pinzette die Muskulatur und die Subcuticula abgezupft. Letzteres macht keine Schwierigkeiten, obwohl, wie später gezeigt werden wird, die Subcuticula sowohl mit der Cuticula wie mit der Muskulatur durch kleine, ziemlich regelmäßig angeordnete Fäserchen in Verbindung steht, wie dies auch TOLDT schon angibt.

Äußere Gestalt.

Ascaris felis ist von gleichmäßiger cylindrischer Form. Die Länge des ♀ beträgt wohl nicht über 12 cm, im allgemeinen findet man nur ♀ von 6—7 cm Länge. Die Dicke beträgt dann 1—1,5 mm. Die ♂

---

[1] TOLDT, C., Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* Cloquet. Arb. Zool. Inst. Wien. Tom. XI. 1899.

werden nicht über 6 cm lang, die Hauptmenge der von mir untersuchten ♂ lag zwischen 3,5 und 4,5 cm. Sie hatten etwa 1 mm Durchmesser. Die Cuticula läßt schon bei Anwendung einer schwächeren Vergrößerung eine gleichmäßige Ringelung erkennen. Die Lippen sind deutlich erkennbar, die Oberlippe größer als jede der beiden Unterlippen, letztere symmetrisch. In den Seitenlinien, von der Vereinigungsstelle der tief eingeschnittenen Lippen beginnend, erheben sich zwei flügelförmige Leisten von halb-eiförmiger Form, deren innerer unterer Rand etwas eingezogen ist, so daß diese Flügel von der Fläche betrachtet eine pfeilspitzen- oder umgekehrt herzförmige Gestalt zeigen (Fig. 1 *A*). Die Länge der Flügel beträgt im Durchschnitt ungefähr 1,5 mm, die Breite an ihrer breitesten Stelle etwa 0,28 mm. Im Querschnittsbilde durch den Flügel zeigt sich, wie aus Fig. 2*A* ersichtlich, daß die Flügelleiste nur die Spitze des Flügels ausfüllt, der größere Teil des letzteren aber von der homogenen Schicht der Cuticula ausgefüllt ist. (Fig. 2*A* u. *B* sollen nur ein schematisches Bild des Flügelquerschnitts geben, nach dem man nach Querschnitten durch den Kopf beide Species unterscheiden kann. Der histologische Bau der Flügel folgt an andrer Stelle.) Das Schwanzende läuft konisch zu und ist ebenso lang wie breit. Bei dem ♂ ist das Schwanzende stets eingerollt, und zwar bald ventral, bald dorsal. Bei dem ♂ trägt das Schwanzende Papillen neben der Bauchlinie vor und hinter dem After. Die letzteren lassen sich sehr gut zur systematischen Bestimmung verwenden, da sie eine recht konstante Verteilung zeigen; die ersteren können an Zahl wechseln und betragen etwa 30 an jeder Seite. Wie Fig. 3 *A* zeigt, steht postanal ein größeres Papillenpaar dicht zusammen in einer Art Wulst,

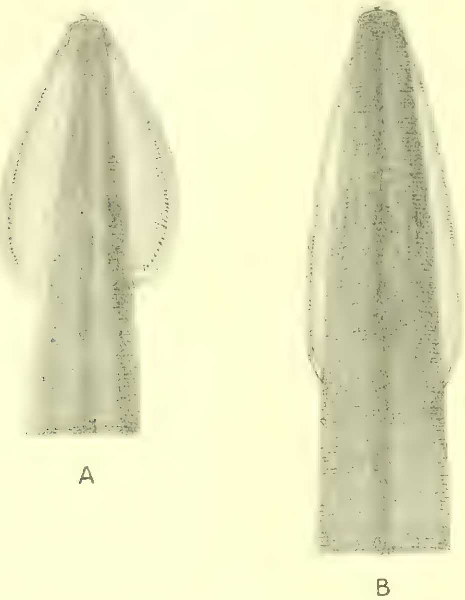


Fig. 1.

Typisches Bild der Kopfformen nach der Natur. *A*. *Ascaris felis*; *B*. *Ascaris canis*.

unmittelbar hinter dem After. Dahinter knickt das Schwanzende scharf ein und trägt auf jeder Seite ventral neben der Bauchlinie zwei kleine Papillen, zwei weitere mehr dorsalwärts. Die Spicula sind 1,30 mm lang, stark gekrümmt und können bis zur Hälfte ihrer Länge vorgestreckt werden. Die ♀ Geschlechtsöffnung befindet sich etwas hinter dem Ende des ersten Körperviertels; die ♂ ist vereinigt mit der stark gewulsteten Afteröffnung.

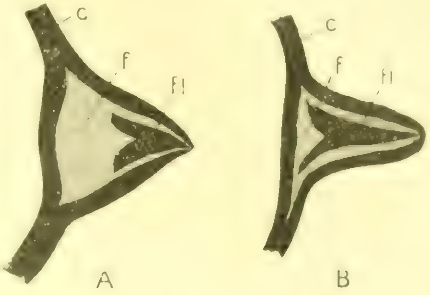


Fig. 2.

Typisches Querschnittsbild der Seitenflügel bei geringer Vergrößerung, zur Darstellung der Flügelleisten und der Verschiedenheit der Querschnittsform. (c Cuticula, fl Flügelleiste, f Füllmasse (homogene Schicht)).

Ascaris canis. Von ungefähr gleicher Gestalt, nur etwas gedrungener, was besonders bei größeren Exemplaren ins Auge fällt. Die Länge des ♀ beträgt durchschnittlich 10—13 cm, der Durchmesser bei dieser Länge 1,5 mm. Die Länge des ♂ liegt gewöhnlich zwischen 5,5 und 6,5 cm bei etwa 1—1,3 mm Durchmesser. Zwei ♂ Exemplare aber fand ich unter meinem Material, die sich durch besondere Größe auszeichneten, sie waren 11,5 und 12,8 cm lang. Es entspricht dies auch den Befunden von Deffke, dem für seine Untersuchungen sehr reichhaltiges Material zur Verfügung stand. Er führt an: »Die Länge der Ascariden schwankte zwischen weiten Grenzen, durchschnittlich fand ich die ausgewachsenen Männchen 50—60 mm und die Weibchen 120—130 mm lang. Bei fünf Hunden jedoch hatten die Männchen eine Länge von 10—12 cm, die Weibchen von 20—22 cm und einen Durchmesser von 2 bzw. 3 mm.«

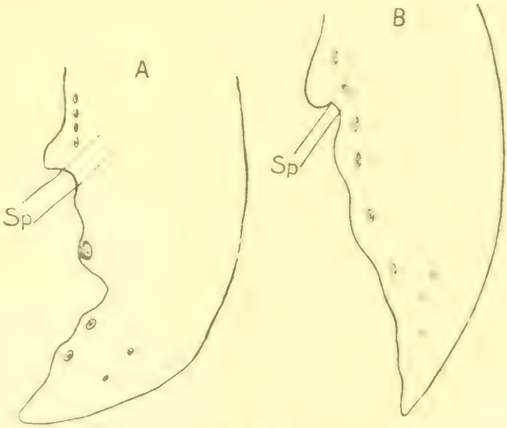


Fig. 3.

Stellung der postanalen Schwanzpapillen. Sp Spicula.

Das auffallendste aber war, daß ich diese besonders langen

Männchen in einem 7 Wochen alten Teckel fand, der unter schweren Krämpfen starb und dessen Mutter stark infiziert war. Nachdem ihm schon 2 Tage vor seinem Tode nach einer geringen Dosis Santonin fünf ♀ Ascariden von 10 und 11 cm Länge abgegangen waren, fand ich bei der Sektion noch 24 Würmer, 10 ♂ und 14 ♀. Neben den beiden eben erwähnten größeren ♂ waren es solche von 5,3—6,5 cm; ein ♀ von 5,5 cm, die übrigen ♀ zwischen 10,1 und 12,8 cm.

Die flügelförmigen Leisten sind länger und schmäler als die von *Ascaris felis*, sie sind durchschnittlich 2,7 mm lang und 0,17 mm breit. Das Flächenbild beider Flügel ist von länglich ovaler oder lanzettlicher Gestalt (Fig. 1 *B*). Es sei hierzu bemerkt, daß die in Fig. 1 *A* und 1 *B* gegebenen und nach der Natur gezeichneten Bilder ein mittleres Verhalten d. h. einen Typus der beiden Würmer darstellen. Das Schwanzende läuft ebenfalls konisch zu, ist aber dünner als das von *Ascaris felis*. Die Papillen des Schwanzes verlaufen in gleichmäßigeren Abständen von hinten nach vorn und sind anders geordnet. Hinter dem After liegen, wie aus Fig. 3 *B* ersichtlich ist, ventral an jeder Seite vier Papillen, die fünfte über den Spiculis. Außerdem liegen dorsalwärts in der Schwanzspitze noch je drei kleinere Papillen. Vor dem After liegen wie bei *Ascaris felis* an jeder Seite der Bauchlinie ungefähr 30 Papillen; die Abstände zwischen den einzelnen sind aber weiter. Die Spicula haben nur die Hälfte der Länge der von *Ascaris felis*. Die Ringelung der Cuticula ist, wie wir bei der Beschreibung der einzelnen Schichten noch genauer sehen werden, bei dieser Form enger als bei der vorerwähnten. Weitere bemerkenswerte Unterschiede sind am äußeren Körper nicht vorhanden.

Ascaris felis lebt hauptsächlich im Duodenum, fast immer vergesellschaftet mit *Taenia crassicollis*. Einzelne Würmer kamen auch im Jejunum vor, ein Exemplar fand ich im Cöcum, aus dem kurzen Processus vermiformis herausragend. Die Anzahl war sehr verschieden, von einem bis 39 Exemplaren. Stets überwiegen die Weibchen, zum Teil fanden sich nur solche vor. Unter 49 untersuchten Katzen hatten 14 keine Spulwürmer. Von dieser Zahl müssen aber fünf als unsicher ausgeschieden werden, die ich von hiesigen Instituten bekam und die ebensowenig wie die daher bezogenen Hunde Parasiten beherbergten, wie ich annehmen muß, infolge schlechter Ernährung. Es würden demnach mehr als 80 % aller Katzen mit Ascariden behaftet sein, zumal noch unter den neun parasitenfreien sich fünf im Alter von 2 Monaten befanden. Die Darmschleimhaut war je nach der Anzahl der vorhandenen Ascariden mehr oder weniger stark entzündet.

Für *Ascaris canis* gibt Deffke an: »Dieser Parasit wurde am häufigsten bei Doggen und Doggenbastarden, bei andern Hunderassen, besonders bei Pinschern und Möpsen, sehr viel seltener gefunden. Hunde unter 1 Jahr waren am häufigsten (11 %), alte relativ nur wenig und die volljährigen im mittleren Prozentsatz mit diesen Würmern besetzt. Die Häufigkeit des Vorkommens steigt mithin mit dem zunehmenden Gewichte, vermindert sich jedoch mit dem zunehmenden Alter der Hunde, deren Geschlecht auf das Vorkommen von Ascariden keinen Einfluß ausübt. Die meisten der mit diesem Parasiten behafteten Hunde befanden sich in schlechtem oder mittelmäßigem Ernährungszustande. *Ascaris marginata* bewohnt hauptsächlich das Duodenum, findet sich jedoch, besonders wenn diese Würmer in großer Anzahl vorhanden sind, im Anfangsteil des Jejunum oder in diesem ganzen Abschnitt des Dünndarmes, vereinzelt selbst im Magen, woselbst sie dann in der Portio pylorica knäuelförmig zusammengerollt liegen. Die Anzahl derselben war großen Schwankungen unterworfen; bald waren nur wenige Exemplare, bald 50 bzw. 100, in einem Falle selbst 250 vorhanden.«

Die Cuticula von Ascaris felis und Ascaris canis.

Über die Cuticula von *Ascaris mystax* (meiner *Ascaris felis* und *canis*) liegt außer einer kurzen Beschreibung von Leuckart eine Arbeit van Bömmels vor. Letzterer hat außerdem die Cuticularbildung von *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* beschrieben und dabei auf die Verschiedenheiten in dem Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* und *Ascaris felis* hingewiesen. Außerdem hat noch Toldt eine speziellere Untersuchung der Cuticula von *Ascaris megalocephala* vorgenommen, deren Resultate von K. C. Schneider bestätigt werden. Wie Toldt schon Abweichendes von der Darstellung van Bömmels gefunden hat betreffs *Ascaris megalocephala*, so kann auch ich mich dessen Darstellung der Cuticula und Hypodermis von *Ascaris felis* nicht ganz anschließen.

Die Angaben, die van Bömmel über die Cuticula von *Ascaris mystax* macht, sind sehr kurz gehalten. Er stellt zunächst das Fehlen der inneren Rindenschicht, der Bänderschicht und einer Faserschicht fest und schildert dann hauptsächlich das Verhalten der homogenen Schicht. Diese wird nach ihm von Fasern so dicht durchsetzt, daß sie nur in bestimmten, scharf umgrenzten Partien ihre homogene

Beschaffenheit beibehält. Diese homogenen Bänder, die in regelmäßiger Weise an den beiden Seiten der Ringe (auf Längsschnitten) angeordnet sind, denkt er sich durch Verflechtungen und Anastomosen der Fasern der homogenen Schicht entstanden, so daß die letztere dadurch in eine äußere und innere Fibrillenschicht zerfällt, zwischen denen beiden die homogenen Bänder liegen.

Wenngleich VAN BÖMMEL hier die Verhältnisse nicht ganz erkannt hat, so hat er doch schon die in die homogene Schicht eingelagerten Bänder, durch die sich diese Schicht bei *Ascaris felis* von der von *Ascaris megalocephala* neben anderm unterscheidet, richtig gesehen. Dagegen entspricht es keineswegs den tatsächlichen Verhältnissen, wenn er weiterhin die homogene Schicht auf Querschnitten »in ihren peripheren und centralen Partien (äußere und innere Fibrillenschicht) entsprechend den quergetroffenen Fasern von Punkten durchsetzt findet, zwischen denen eine homogene Lage bleibt, in der man von Strecke zu Strecke Fäserchen sieht, nämlich an der Grenze zweier Ringe und in der Mitte zwischen denselben«.

Ebensowenig kann ich mich damit einverstanden erklären, wenn VAN BÖMMEL bei der Betrachtung der Flächenpräparate von *Ascaris felis* angibt, daß sowohl an den Grenzen der Ringe, wie in der Mitte zwischen zwei Ringen ein dichter, bei wechselnder Einstellung bleibender Filz wahrgenommen wird, dagegen in den übrigen Partien zwei Lagen mehr längs verlaufender Fäserchen, die die homogenen Bänder zwischen sich fassen. Hier liegt, wie wir später sehen werden, zweifellos eine Verwechslung mit den Faserschichten vor.

Auch die Fasern der beiden Faserschichten stehen in einem andern Winkel zueinander wie bei *Ascaris megalocephala*. Was schließlich VAN BÖMMELS Bemerkung über das Verhalten der Basallamelle anlangt, so dürfte dies auf Material zurückzuführen sein, das infolge seiner Konservierung nicht ganz einwandfrei war.

Bevor ich nun zu den anatomischen und histologischen Verschiedenheiten von *Ascaris felis* und *canis* übergehe, muß ich noch kurz die Arbeit TOLDTS berücksichtigen, da ich diese sehr genaue und eingehende Arbeit der Untersuchung der Cuticula beider Tiere zugrunde legen muß. Dabei möchte ich gleich einen tiefgehenden Unterschied zwischen TOLDTS und meinen Befunden vorwegnehmen. TOLDT gibt ein schematisches Bild der Saftbahnen oder Gallertfäden, die die Cuticula von *Ascaris megalocephala* durchsetzen. Er gründet diese Ansicht auf seine an Quer- und Längsschnitten sowie Oberflächenbildern gemachten Beobachtungen.

Ich möchte es dahingestellt sein lassen, ob es überhaupt möglich ist, bei einer Dicke der Cuticula von 13—14 μ, in der noch dazu acht Schichten übereinander gelagert sind, bei Oberflächenansicht durch Hoch- und Niedrigstellen des Objektivs absolut zuverlässige Bilder zu erlangen, wozu noch hinzukommt, daß man gewöhnlich nicht unbedingt sicher ist, ob nicht Teile der Hypodermis und selbst Muskelfasern der Innenfläche anhaften. Es schien mir deshalb richtig, zur Erreichung desselben Zieles ein andres Verfahren einzuschlagen, das meines Erachtens zuverlässigere Bilder ergibt. Legt man parallel zur Längsachse des Tieres Längsschnitte, so ergeben Serien aus den sechs bis acht ersten Schnitten Oberflächenbilder. Auf den einzelnen Schnitten hat man nun an den Seiten infolge der Rundung des Tieres vollkommene Oberflächenbilder, in der Mitte wird man aber stets eine oder mehrere Schichten übereinander liegen haben, die nach den Seiten zu an Zahl zunehmen. Aus solchen Schnittserien ergeben sich dann die Verhältnisse der Cuticula im Oberflächenbilde leicht und mit ziemlicher Sicherheit. Was nun die Längsschnitte anbelangt, so sind diese als einwandfrei erst dann zu betrachten, wenn sie durch die Längsachse des Tieres gelegt sind oder doch nur wenig davon abweichen. Nur solche wurden zur Untersuchung der hierbei in Frage kommenden Verhältnisse verwandt. Alle Schnitte, welche vor oder hinter dieser Ebene liegen, ergeben falsche Bilder infolge der Rundung der Cuticula. Daß aber solche Schnitte von VAN BÖMMEL und TOLDT verwendet worden sind, scheint mir aus einer Äußerung TOLDTS[1] hervorzugehen, in der er (S. 12) von einer Reflexerscheinung spricht: »wie sie ja am Rande, besonders an dicken Schnitten, oft zu beobachten ist«. Und weiter: »Manchmal sieht man allerdings ein zartes, fein granuliertes Häutchen, welches, wenn es sich von der Cuticula loslöst, wie diese gefurcht erscheint. Das ist jedoch nur ein Kunstprodukt, welches bei der Konservierung zustande kommen dürfte, wenn das Tier vorher nicht genügend gereinigt wurde.«

TOLDT zieht nun aus seinen Untersuchungen den Schluß: »daß die ganze Cuticula von einem System untereinander in Zusammenhang stehender Bahnen durchzogen wird, die aus der Subcuticula kommen, alle Schichten der Cuticula durchsetzen und Ausläufer an die Oberfläche derselben senden, so daß zwischen der Subcuticula und der Außenwelt ein direkter Kontakt besteht«. Diesen Befund TOLDTS, wie er hier ausgesprochen ist, kann ich im Gegensatz zu GOLDSCHMIDT durchaus bestätigen. Aber die weitere Entwicklung des Saftbahnensystems, wie sie Toldt dann schildert, entspricht nicht den Verhältnissen bei *Ascaris felis* und *Ascaris canis*, wie ich sie gefunden habe. Statt eines Saftbahnensystems, das in höchst komplizierter Weise in regelmäßig angeordneten Bögen das Gebilde der Cuticula durchzieht, habe ich ein an sich wohl auch sehr kompliziertes System von Saftbahnen gefunden, das aber stets aus einem Hauptkanal besteht, der seine Wurzeln in der Hypodermis hat und sich baumartig bis in die Außenschicht der Cuticula verzweigt und hier ausmündet. Auf welche Weise dies geschieht, darauf werde ich bei der Besprechung der einzelnen Schichten näher eingehen.

---

[1] S. 555, Anm.

Was nun die Bedeutung dieses Saftbahnensystems anlangt, so stimme ich mit Toldts[1] Ansicht ganz überein. Es dient auch meiner Ansicht nach zur Erhaltung und Ernährung der Cuticula, »indem die Saftbahnen dieser wahrscheinlich Nahrungsstoffe aus der Matrix, der Subcuticula, zuführen, wodurch auch das Wachstum der Cuticula erklärt erscheint«. (S. 9).

Daß es zum Aufsaugen von Nahrungsstoffen aus dem Darm dient, halte auch ich mit Toldt für ausgeschlossen.

Denkbar wäre es auch, daß diese Saftbahnen einen Stoff enthalten, der nicht nur die überaus alkalisch wirkenden Absonderungen des Dünndarmes neutralisiert und so den Parasiten den Aufenthalt im Dünndarm ermöglicht, sondern der sogar die Darmwände des Wirtes angreift. Es ist mir nämlich aufgefallen, daß lebende Ascariden, die vom Darminhalt gereinigt und in angewärmte physiologische Kochsalzlösung eingelegt wurden, eine trübe Flüssigkeit absonderten, die sich auch als eine Art Gerinnsel zeigt, wenn man die lebenden Tiere mit heißer Sublimatalkohollösung übergießt. Bringt man ferner die lebenden Würmer gereinigt in eine neutrale erwärmte Zuckerlösung, so reagiert bei Anwesenheit von etwa vier bis fünf Ascariden in einem Glas Zuckerwasser das letztere nach kurzer Zeit bereits sauer. Daß wir es hier mit einem Secret von schädigender Wirkung zu tun haben, könnte auch aus den Befunden der von mir untersuchten Katzen und Füchse hervorgehen, die auch von andrer Seite gemacht wurden. Der Darm von Katzen oder Füchsen, die Ascariden beherbergen, ist stets stark angegriffen, wie dies auch Deffke für Hunde angibt. »Die Schleimhaut der bewohnten Darmabschnitte ist stark geschwollen, höher gerötet und mit einem zähen Schleim, in welchem die Parasiten eingebettet liegen, überzogen. Oft sah ich auf der Schleimhaut kleine rundliche schwarzrote, dem Sitz der Parasiten entsprechende Punkte mit aufgeworfenem, wallartigen Rande, sowie geschwürige Vertiefungen oder lange Gänge. Die Ascariden durchdringen die Mucosa, selbst die Muscularis mucosae und Submucosa, reichen bis auf die Muscularis und erscheinen bei durchfallendem Licht als helle Flecke bzw. die Gänge als solche kreuzende Streifen.« Die betreffenden Secrete könnten für das Hervorrufen dieser Erscheinungen jedenfalls in Betracht kommen.

---

[1] S. 555, Anm.

Auch die von v. Linstow, Leuckart, Railliet angegebenen giftigen Eigenschaften der Würmer, die sich beim Zerschneiden der Würmer bisweilen in Nesselausschlag und Conjunctivitis der Untersuchenden äußern, weisen auf giftig wirkende Secrete der Ascariden hin, die möglicherweise in der Cuticula enthalten sein könnten. (Kitt, Bd. II, S. 113.)

Bau der Cuticula.

Toldt unterscheidet an der Cuticula von *Ascaris megalocephala* acht wohlgesonderte Schichten, die er als äußere und innere Rindenschicht, homogene Schicht, Bänderschicht, äußere, mittlere und innere Faserschicht und Basalschicht mit der Grenzmembran benennt. Von diesen acht Schichten finden wir bei *Ascaris felis* nur fünf vor, indem die innere Rindenschicht, die Bänderschicht und eine Faserschicht fehlen. Bei *Ascaris canis* fällt dagegen nur die innere Rindenschicht und die Bänderschicht fort. Neu tritt dagegen bei beiden Würmern eine in der homogenen Schicht liegende, später zu beschreibende Bänderzone hinzu, die ich aber als »Bänderschicht« nicht besonders benennen möchte, um keine Verwechslung mit der von van Bömmel und Toldt »Bänderschicht« genannten hervorzurufen, zumal eine Grenze nicht bemerkbar ist und die Bänder in der homogenen Schicht nur eingelagert sind. Wie ich außerdem schon jetzt bemerken möchte, besitzt *Ascaris felis* ein System von zwei Bändern, *Ascaris canis* dagegen nur ein solches mit einem Band.

Die Dickenverhältnisse der einzelnen Schichten sind durchschnittlich folgende:

	Ascaris felis	*Ascaris canis*
Durchmesser des Tieres	1,275 mm	1,425 mm
Ganze Cuticula	0,0442 »	0,0260 »
Rindenschicht	0,0052 »	0,0026 »
Homogene Schicht	0,0104 »	0,0078 »
Äußere Faserschicht	0,0117 »	0,0052 »
Mittlere »		0,0078 »
Innere »	0,0143 »	0,0020 »
Basalschicht	0,0026 »	0,0006
Subcuticula (Hypodermis)	0,0104 »	0,0052 »

So auffallend die große Verschiedenheit der vorstehenden Maße der einzelnen Schichten der Cuticula ist, daß die durchschnittlich größere *Ascaris canis* eine dünnere Cuticula besitzt als die kleinere *Ascaris felis*, wird dies doch, wie wir sogleich bei der Beschreibung der einzelnen Schichten sehen werden, durch deren eigenartiges Verhalten vollauf bestätigt.

Die Rindenschicht zeigt an der Oberfläche eine Querringelung, die senkrecht zur Längsachse des Tieres verläuft und schon bei geringer Vergrößerung deutlich erkennbar ist. Die Breite der einzelnen Ringe entspricht der Breite der ganzen Cuticula mit allen ihren Schichten. Wir finden daher entsprechend der geringeren Breite der Cuticula von *Ascaris canis* bei diesem Tier auch eine geringere Breite der einzelnen Ringe. Wie stark dies ins Auge fällt, kann man aus Fig. 4 *A* u. *B*. ersehen, die die Rindenschicht gleich großer Tiere unter gleicher Vergrößerung zeigen.

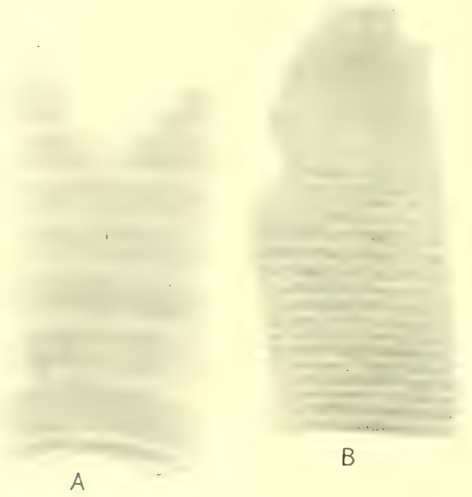


Fig. 4.

Flächenbild der Rindenschicht von gleich großen Exemplaren. LEITZ Obj. 6. Oc. 3.

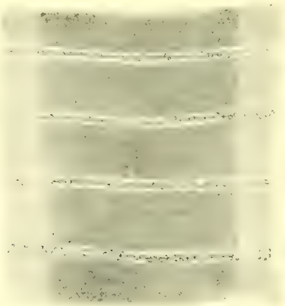


Fig. 4*a*.

Flächenbild der Rindenschicht mit Körnchenmassen protoplasmatischer Natur in den Furchen. LEITZ Obj. 6. Komp.-Oc. 6.

Die Einkerbungen zwischen den einzelnen Ringen sind sehr tief und reichen bis in die homogene Schicht. In diese Einkerbungen oder circulären Furchen münden zweifellos die Saftbahnen, die die ganze Cuticula durchziehen. Es ist mir nun nicht gelungen, weder in gefärbten noch in ungefärbten Oberflächenpräparaten, die Ausmündungsöffnungen dieser Saftbahnen zu finden. Daß sie aber tatsächlich vorhanden sein müssen, geht daraus hervor, daß ich einmal in den circulären Furchen vielfach kleine Körnchen protoplasmatischer Natur fand (Fig. 4 *a*), die ich für geronnenen Inhalt der Saftbahnen halten zu dürfen glaube, da, wie eingangs schon erwähnt, Secretausscheidungen aus der Cuticula erfolgen. Dann aber konnte ich auf Längsschnitten die Endverzweigungen des Saftbahnensystems bis zu ihrer Einmündung in die circulären Furchen verfolgen. In Fig. 5 *a* haben wir einen Längsschnitt durch die Cuticula von *Ascaris felis*, der die Anordnung des Saftbahnensystems zeigt. Fig. 5 *b* ist die vergrößerte Wiedergabe einer einzelnen Ringfurche oder Einkerbung zwischen zwei Ringen, wohinein die Endverzweigungen des Saftbahnensystems münden.

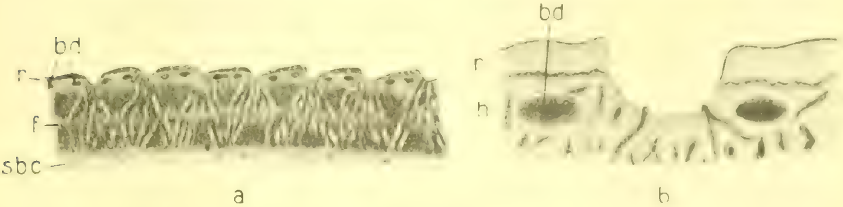


Fig. 5.

Fig. 5 *a* und *b* zeigt das Ausmünden der Saftbahnen in eine Ringfurche. In Fig. 5 *b* ist eine der Ringfurchen von Fig. 5 *a* in besonders starker Vergrößerung gezeichnet. Für Fig. 5 *a* Leitz 1/12 hom. Imm. Oc. 2. *bd*, Bänder in der homogenen Schicht der Cuticula, *r*, Rindenschicht, *f*, Faserschichten, *h*, homogene Schicht, *sbc*, Subcuticula.

Van Bömmel spricht von einer dünnen, äußerst stark lichtbrechenden Zone an der äußeren Rindenschicht, eine Beobachtung, die er allerdings nur an »ganz gelungenen Präparaten gemacht hat«. Toldt führt dies schon auf eine Reflexerscheinung zurück. Ich schließe mich dem an; man kann diese Erscheinung nämlich stets bei Längsschnitten finden, die nicht durch die Längsachse oder möglichst nahe parallel dazu gelegt sind. Je weiter die Schnitte sich von der Längsachse parallel entfernen, desto mehr hebt sich die lichtbrechende Zone infolge der Wölbung der Cuticula von der Rindenschicht ab bis zur Dicke der letzteren selbst.

Die Außenfläche der Ringe erscheint, wie Fig. 6 *c*, *d*, *e* zeigt, bald konkav, bald konvex, bald eben. Dies dürfte jedoch von keiner Bedeutung und eine Folge der Konservierung sein. Die schon von Toldt und van Bömmel erkannte Trapezform des Ringquerschnittes entsteht durch die **V**- oder **U**-förmigen Querschnitte der circulären Furche, die sich von außen nach innen verjüngt. Ebensowenig wie Toldt, kann auch ich gelten lassen, daß die einzelnen Ringe übereinander greifen und jeder Ring mit seinem Anfang unter das Ende des vorderen Ringes geschoben ist, wie VAN BÖMMEL meint. Es greifen die circulären Furchen tiefer als die Rindenschicht in die homogene Schicht ein, und den Grund jeder Furche bildet ein flacher Bogen, wie dies auch aus Fig. 5 *b* zu erkennen ist. Der Irrtum VAN BÖMMELS wird allerdings verständlich aus Präparaten, bei denen wahrscheinlich infolge einer Krümmung oder Kontraktion des Tieres die Oberkanten der Ringfurchen dicht zusammenrücken oder sich sogar übereinander schieben. Auf diese Weise entstehen Längsschnittbilder, wie sie in Fig. 6 *a* u. *b* dargestellt sind. Auf Flächenpräparaten sieht man bei *Ascaris felis* und *Ascaris canis* die Furchen der Rindenschicht »durch die Konturen ihrer Vorder- und Hinterränder abgegrenzt«, wie dies schon TOLDT von *Ascaris megalocephala* angibt, und wie es aus Fig. 4 *A* und *B* ersichtlich ist.

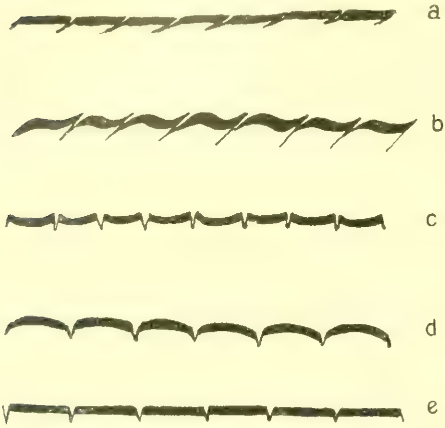


Fig. 6.
Verschiedene Formen der Ringe der Rindenschicht im Längsschnitt.

Das von VAN BÖMMEL bemerkte zarte, fein granulierte Häutchen, das auf der Cuticula liegt und wie diese gefurcht erscheint, ist wie TOLDT richtig bemerkt, eine Folge ungenügender Konservierung und erscheint dann, wenn diese erst längere Zeit nach dem Tode der Tiere erfolgt.

Außer der Verschiedenheit in der Breite der Ringe, ist ein Unterschied in der Rindenschicht bei *Ascaris felis* und *Ascaris canis* nicht vorhanden.

TOLDT[1] erklärt das Zustandekommen der oberflächlichen Ringelung der Cuticula durch »die Ringe der äußeren Rindenschicht, welche durch Substanz der inneren Rindenschicht mit den hier nebeneinander auslaufenden Gallertfäden in schmalen, gleichmäßigen Abständen (Furchen) auseinander gehalten werden. Die Furchen oder Spalten, wie sie die Autoren nennen, werden also durch Substanz der inneren Rindenschicht gebildet«. (TOLDT, S. 19.) Nun existiert weder bei *Ascaris felis* noch bei *Ascaris canis* eine innere Rindenschicht. Die

---

[1] S. 555, Anm.

Ringe bilden vielmehr eine feste Außenwand, in die die Furchen eingeschnitten sind, damit die Saftbahnen ausmünden können. Hierdurch läßt sich auch das sonderbare Verhalten der Furchen in den Seitenlinien leicht verstehen, für das VAN BÖMMEL jede Erklärung fehlt, und das TOLDT auf das ähnliche Verhalten der Bänderschicht zurückführen möchte. Letztere fehlt aber ebenfalls bei *Ascaris felis* sowohl, wie bei *Ascaris canis*.

Die circulären Furchen umziehen nun, wie VAN BÖMMEL und TOLDT richtig beobachtet haben, »die Cuticula rings in gleichmäßiger Anordnung, sind aber stets an den Seitenlinien unterbrochen, indem jede Furche nur einen Halbkreis beschreibt, da sie an den Seitenlinien neben dem Ende der entsprechenden Furche der andern Seite aufhört. Aber auch zwischen den Seitenlinien finden oft Unterbrechungen der Furchen statt, indem diese entweder plötzlich enden, oder zwei anfangs parallel verlaufende unter einem spitzen Winkel zusammentreffen. Infolge dieser Unterbrechungen der Furchen besteht an den Seitenlinien ein gewisser Zusammenhang der Ringe der äußeren Rindenschicht untereinander bzw. an manchen Stellen zwischen den Seitenlinien unter zwei Ringen« (VAN BÖMMEL S. 195, TOLDT[1] S. 19).

Der Zweck dieser Unterbrechungen der circulären Furchen der Cuticula stellt sich nun einerseits als eine Verstärkung der durch die Furchen etwas geschwächten Außenwand der Cuticula dar, hat aber ihre Hauptursache wahrscheinlich in der Fortführung der Flügelleisten in den Seitenlinien, auf die ich bei der Besprechung der Kopfflügel näher eingehen werde. Davon, daß ein ähnliches Gebilde auch in den Seitenlinien von *Ascaris megalocephala* vorhanden ist, finde ich bei TOLDT nichts erwähnt; er hat es vielleicht als irrelevant für den Bau der Cuticula angesehen. Auch VAN BÖMMEL, der diese Gebilde beschreibt, gibt keine Erklärung für ihr Vorhandensein. Ich möchte jedenfalls meine Ansicht dahin aussprechen, daß sowohl die Unterbrechung der circulären Furchen in den Seitenlinien, wie diese später zu beschreibenden Gebilde in den letzteren eine Verstärkung und eine Art Schutz für die Seitenkanäle bilden.

Wir kommen nun zur homogenen Schicht. Diese ist bei den hier zu beschreibenden beiden Nematoden außerordentlich schmal und beträgt bei *Ascaris felis* ungefähr die Hälfte, bei *Ascaris canis* ungefähr ein Drittel der gesamten Faserschichten, während ihre Breite bei *Ascaris megalocephala* fast gleich der Breite dieser letzteren ist. Dies ist aber nicht der Hauptunterschied, einen grundlegenden Unterschied bilden Bänder, die in bestimmter Weise angeordnet sind, und für die ich keine andre Erklärung gefunden habe, als daß sie zu einer Verstärkung der Cuticula dienen. Es finden sich nämlich am Anfang und Ende eines jeden Ringes bei *Ascaris felis* und in der Mitte jeden Ringes bei *Ascaris canis* (s. Fig. 7 *A* u. *B*) in die homogene Schicht eingelagerte dunkle ovale Inseln homogener Substanz, die auch schon VAN BÖMMEL beschreibt, der aber, wie oben erwähnt, angibt, daß diese Stellen durch Anastomosen und Verflechtungen von Fibrillen in der homogenen Schicht entstehen.

---

[1] S. 555, Anm.

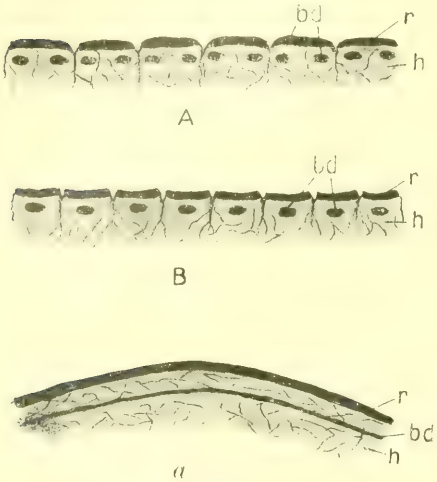


Fig. 7.

Schematische Darstellung der Einlagerung der Bänder in der homogenen Schicht, im Längsschnitt, Fig. 7 *a* im Querschnitt. *r*, Rindenschicht; *h*, homogene Schicht; *bd*, Bänder der letzteren.

Meine Untersuchungen an Präparaten verschiedener Färbung lassen es als sicher erscheinen, daß diese »ovalen Inseln« als Bänder zu betrachten sind, die zur Verstärkung der Cuticula dienen. Denn auch bei Querschnitten (Fig. 7 *a*) findet man in die homogene Schicht eingelagert eine sich mit Hämalaun oder Orcein dunkel färbende Schicht, deren Bestimmung als die Cuticula verstärkende Bänder sich auch in den Flügeln erweist, wie später gezeigt werden wird. Hierdurch wird es auch erklärlich, daß bei den breiten Ringen von *Ascaris felis* zwei Bänder in der homogenen Schicht vorhanden sind, während zur Festigung der schmalen Ringe von *Ascaris canis* nur ein Band nötig ist.

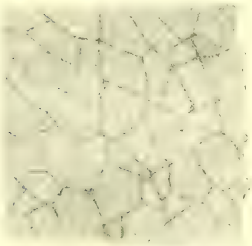


Fig. 8.

Die homogene Schicht in der Flächenaufsicht. Obj. 1/12 hom. Imm. Komp.-Oc. 6.

In der homogenen Schicht verästeln sich nun die Saftbahnen, die die Faserschichten als Kanäle durchziehen, außerordentlich stark (s. Fig. 8) und senden ihre Ausläufer teils in die äußersten Teile der Rindenschicht, teils als Ausmündungen in die circulären Furchen (s. Fig. 5). Wenn VAN BÖMMEL angibt, daß diese

Bänder von einem Netzwerk feiner Faserchen umhüllt sind, »die sie nach außen als äußere Fibrillenschicht von der Rindenschicht, nach innen als innere Fibrillenschicht von der äußeren Faserschicht trennen«, so liegt hier meines Erachtens, ein Beobachtungsfehler vor. Was er als die innere Fibrillenschicht bezeichnet, sind die ersten Verzweigungen der aus den Faserschichten kommenden Saftbahnkanäle; die äußere Fibrillenschicht ist nichts andres als die weitere Verästelung des Saftbahnensystems.

Diese Bänder in der homogenen Schicht halte ich daher für einen Ersatz der »Bänderschicht« von *Ascaris megalocephala*, die bei *Ascaris felis*, wie schon VAN BÖMMEL festgestellt hat, und ebenso bei *Ascaris canis* fehlt.

Auf die homogene Schicht folgen die Faserschichten. Der Ausdruck »Faserschichten« ist, wie wir gleich sehen werden, recht schlecht gewählt, und sie würden besser als »Lamellen-« oder als »Membranenschichten« bezeichnet werden. Aber da der Name Faserschichten einmal in die Literatur eingeführt ist, habe ich ihn ebenfalls beibehalten; er wird,

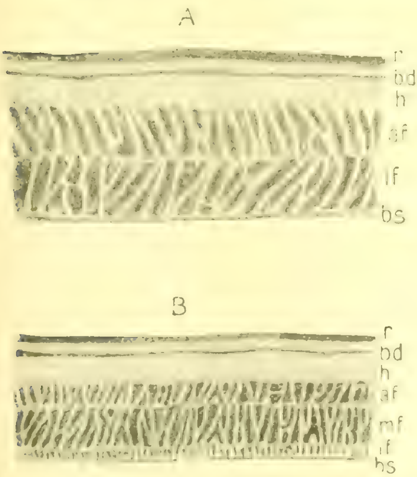


Fig. 9.

Querschnittsbilder der Cuticula. 1/12 hom. Imm. Komp.-Oc. 6. *r*, Rindenschicht; *bd*, Bänderschicht; *h*, homogene Schicht; *af*, äußere Faserschicht; *mf*, mittlere Faserschicht; *if*, innere Faserschicht; *bs*, Basalschicht.

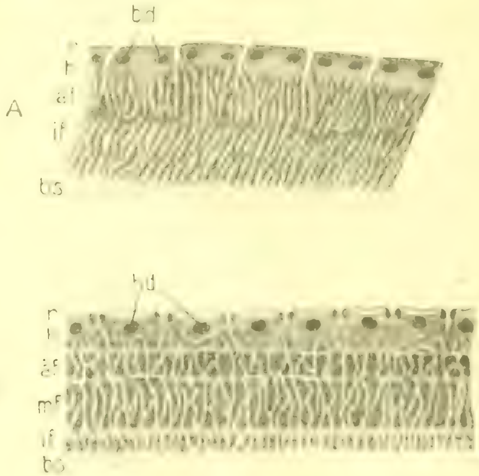


Fig. 10.

Längsschnitte durch die Cuticula. 1/12 hom. Imm. Komp.-Oc. 4.

wie schon TOLDT angibt, verständlich aus Querschnittbildern, bei denen diese Schichten allerdings den Eindruck von Fasergebilden hervorrufen.

Wir finden nun bei *Ascaris felis* zwei Faserschichten, bei *Ascaris canis* deren drei, die in Fig. 9 *A* u. *B* im Querschnitt und in Fig. 10 *A* u. *B* im Längsschnitt zur Darstellung gebracht werden. Äußerlich unterscheiden sie sich dadurch schon voneinander, daß die Lamellen oder Membranen bei dem Spulwurm der Katze, entsprechend dem ganzen übrigen Bau der Cuticula, viel gröber und massiger strukturiert sind, als bei dem Spulwurm des Hundes.

Wenn wir nun die beiden Faserschichten von *Ascaris felis* im Querschnittsbild (Fig. 9 *A*) näher betrachten, so müssen wir SCHNEIDER beistimmen, daß sie Membranen vorstellen, die von langgestreckten Spalten in gewisser Anordnung durchsetzt werden. Die Breite beider Schichten ist nur wenig verschieden, im allgemeinen ist die innere Schicht um ein Geringes breiter. Die beiden Schichten stehen nur durch die Gallertfäden des Saftbahnensystems in Verbindung, wie dies auf Querschnitten häufig zu sehen ist. Hier haben sich die beiden Schichten vielfach voneinander getrennt, und die Gallertfäden ragen als kurze Fortsätze zwischen den einzelnen Membranen hervor. Demnach liegen bei *Ascaris felis* — und ebenso steht es bei *Ascaris canis* — diese Verhältnisse anders als bei *Ascaris megalocephala*, wo, wie TOLDT angibt, »sich die drei Faserschichten zusammen von der homogenen Schicht und der Bänderschicht ziemlich leicht lostrennen lassen, während der Zusammenhang untereinander fester zu sein scheint«.

Aus Oberflächenbildern (Fig. 11 *A*) erkennt man, daß sich die beiden Schichten diagonal unter einem Winkel von 73° kreuzen. Hierdurch kommt eine außerordentliche Verstärkung der Cuticula zustande, ohne daß das Saftbahnensystem in seinem Verlauf irgendwie beeinflußt wird. Dadurch, daß die Lamellen in den einzelnen Schichten in ziemlich gleichen Abständen parallel zueinander angeordnet sind, die beiden Schichten selbst sich aber kreuzen, kommt eine Art Sieb zustande, dessen Öffnungen von den Gallertfäden ausgefüllt sind. Nun sind aber die beiden Schichten nicht fest miteinander verbunden, sondern stehen nur durch die Saftbahnen, wie vorher erwähnt, miteinander in Kontakt, so daß sie sich etwas aneinander verschieben können, wenn z. B. das Tier sich krümmt, wie ich dies aus Quer- und Längsschnitten entnehmen zu können glaube. Auf diese Weise werden auch die von den meinigen abweichenden Angaben VAN BÖMMELS, TOLDTS und andrer Autoren erklärlich, zumal diese ihre Beobachtungen an den drei Schichten der übrigen Ascariden anstellten, an denen sich die Verhältnisse noch komplizierter gestalten. Daß die Spalten eine Kittsubstanz darstellen, »durch welche die Fasern, welche die übrige Masse der Schichten ausmachen sollen, zusammengehalten werden«, wie VAN BÖMMEL und andre meinen, hat schon TOLDT als nicht zutreffend nachgewiesen. Der Verlauf der Saftbahnen in den Faserschichten, wie ihn dann aber TOLDT[1] für *Ascaris megalocephala* entwickelt (S. 26), trifft für *Ascaris felis*, und, wie ich gleich angeben möchte, auch für *Ascaris canis* nicht zu. In diesen beiden lassen sich, wie schon mehrfach angegeben, die Saftbahnen von der Hypodermis bis in die Rindenschicht verfolgen, wobei sie die Faserschichten in fast gerader Linie passieren, während TOLDT angibt: »es scheint nämlich, daß sie nicht in einer Geraden direkt alle drei Schichten durchsetzen, sondern daß sie zwischen zwei Schichten eine kurze Zeit annähernd parallel zur Längsachse des Tieres laufen, so daß es den Eindruck macht, als müßten sie immer erst eine Spalte aufsuchen, und zwar gehen sie eine kurze Strecke zwischen der äußeren und mittleren Faserschicht nach vorn, zwischen der mittleren und inneren nach rückwärts und zwischen der inneren und der Basalschicht wiederum nach vorn«. Diese Angabe erscheint um so auffallender, als TOLDT (in Übereinstimmung mit den auch von mir gemachten Erfahrungen) kurz darauf sagt, er glaube, »daß diese Gallertfäden die ganze Zwischensubstanz zwischen den Faserschichten ausmachen, und diese nur durch jene zusammen-

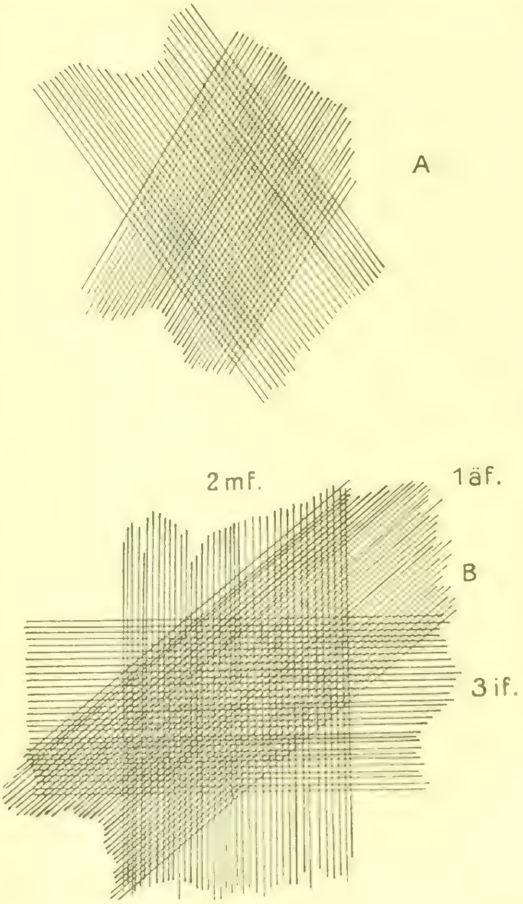


Fig. 11.

Richtung der Faserschichten in der Flächenansicht. [illegible]tisch.

---

[1] S. 555, Anm.

gehalten werden«. Soviel ich aus meinen Präparaten entnehmen zu können glaube, muß wohl TOLDTS Angabe eine optische Täuschung zugrunde liegen, die auch mir anfangs Schwierigkeiten gemacht hat. Es verschieben sich nämlich die Faserschichten bei verschieden hoher Einstellung des Objektivs gegeneinander und geben dann allerdings Bilder von dem Verlauf der Saftbahnen in den Faserschichten, wie sie TOLDT[1] in seiner Fig. 4 dargestellt hat. Das Verschieben der Schichten beim Drehen der Mikrometerschraube hat TOLDT allerdings auch beobachtet, führt es aber auf andre Ursachen zurück. Es ist dabei immer in Betracht zu ziehen, daß die Verschiedenheit der Objekte eine Differenz der Auffassungen mit sich bringen kann, worauf ja auch vorher schon verschiedentlich hingedeutet wurde. Mein Hauptaugenmerk war eben auf die von mir vor allen Dingen untersuchten Nematodenarten gerichtet, obwohl ich mich bemühte, einen Einblick auch in das Verhalten andrer Arten zu gewinnen und ich deshalb vergleichsweise besonders *Ascaris megalocephala* heranzog.

Sehen wir nun die drei Faserschichten von *Ascaris canis* an (Fig. 9 *B* und 10 *B*), so liegen hier die Verhältnisse nicht anders, wenn sie auch durch die dazukommende dritte Schicht etwas komplizierter werden. Was die Dickenverhältnisse anbelangt, so ist die mittlere Schicht die dickste, die innere die dünnste, ebenso wie bei *Ascaris megalocephala*. Die Lamellen oder Membranen sind viel feiner und zierlicher als bei *Ascaris felis*. Besonders auffallend im Bau der Lamellen ist deren andersgearteter Verlauf im Vergleich zu dem der drei Schichten von *Ascaris megalocephala*. Denn ist bei letzterer der Verlauf der äußeren und inneren Lamellen parallel zueinander gerichtet, so verläuft bei *Ascaris canis* die Richtung der Lamellen der mittleren und inneren Schicht senkrecht zueinander, während die Lamellen der äußeren Schicht unter dem gleichen Winkel wie bei *Ascaris felis* zu denen der mittleren Schicht stehen (s. Fig. 11 *B*).

Abgesehen von dieser Verschiedenheit der Zahl und der Struktur der Faserschichten, ist das Verhalten des Saftbahnsystems bei *Ascaris felis* und *Ascaris canis* dasselbe.

Was die Basalschicht anbetrifft, so ist auch bei ihr ein Unterschied beider Nematoden zu verzeichnen, indem diese Schicht bei ihnen verschieden stark ist. Während sie nämlich bei *Ascaris felis* absolut dicker als bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* ist, beträgt sie bei *Ascaris canis* nur etwa ein Viertel davon. Eine Trennung in

---

[1] S. 555, Anm.

Basalschicht und Grenzmembran, wie sie TOLDT bei *Ascaris megalocephala* gefunden hat, ist bei *Ascaris felis* und *canis* nicht vorhanden; die Basalschicht erscheint hier als eine, sich mit Hämalaun oder Orcein dunkel färbende, homogene Schicht, die von langgestreckten rundlichen oder ovalen hellgefärbten Gebilden durchsetzt ist, welch letztere wohl für nichts andres als angeschnittene Gallertfäden anzusprechen sind, und die sich häufig bis in die Subcuticula verfolgen lassen. Besonders auf Präparaten, bei denen sich die einzelnen Schichten der Cuticula voneinander getrennt haben, wie dies Fig. 12 zeigt, findet man stets an der Basalschicht zarte Verbindungsfasern, die sich nach der einen Seite in die innere Faserschicht hinziehen, nach der andern in die Hypodermis übergehen. VAN BÖMMEL gibt an, daß die Basallamelle an den Kreuzungspunkten der Faserschichten verdünnt sei. Dies muß aber nach den von mir erhaltenen Bildern wohl ein Kunstprodukt sein, denn man findet es bei *Ascaris felis* nur bei älterem Alkoholmaterial, bei *Ascaris canis* habe ich es aber niemals gefunden.

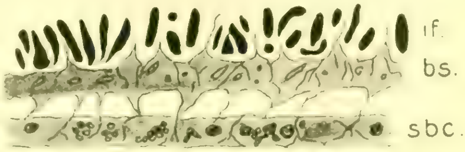


Fig. 12.

Querschnitt durch die Basalschicht; die Subcuticula und die Basalschicht haben sich voneinander gelöst. *if*, innere Faserschicht; *bs*, Basalschicht; *sbc*, Subcuticula.

Seitenflügel.

(Fig. 12 *A* und *B*.)

Über die Kopfflügel (Flügelfortsätze der Autoren) liegen Untersuchungen von LEUCKART, ZUR STRASSEN und VAN BÖMMEL vor.

Die Angaben, die wir bei LEUCKART finden, lassen sich darauf zurückführen, daß er zu seinen Untersuchungen Katzen- und Hundespulwürmer, deren Identität er mit A. SCHNEIDER für sicher hielt, gleichermaßen verwendete. Dadurch werden schon seine Angaben über die Verschiedenheit der äußeren Flügelform verständlich, die ich schon früher mitgeteilt habe; dann findet er aber auch die Insertion der Flügel nicht bei allen Exemplaren übereinstimmend: »Wenn auch im allgemeinen den Seitenlinien angehörend, rücken dieselben doch in der Regel mehr oder minder weit nach der Bauchfläche herab, wie man an dünnen Querschnitten mit Leichtigkeit erkennen kann«. LEUCKART führt dies dann auf sekundäre Erscheinungen zurück, auf Kontraktionszustände und auf die Krümmung des Kopfes, wobei er einen Beweis für die Richtigkeit seiner Vermutung darin findet, »daß die ventrale Lage der Flügel namentlich bei solchen Exemplaren auffallend hervortritt, deren Kopfende hakenförmig gekrümmt oder, wie es nicht selten vorkommt, spiralig nach dem Bauche eingerollt ist, bei Exemplaren also, deren vordere Bauchmuskeln zweifellos in einem Zustande der Kontraktion begriffen sind«. Diese Beobachtungen Leuckarts sind vollkommen richtig, aber die Verschiedenheit seiner

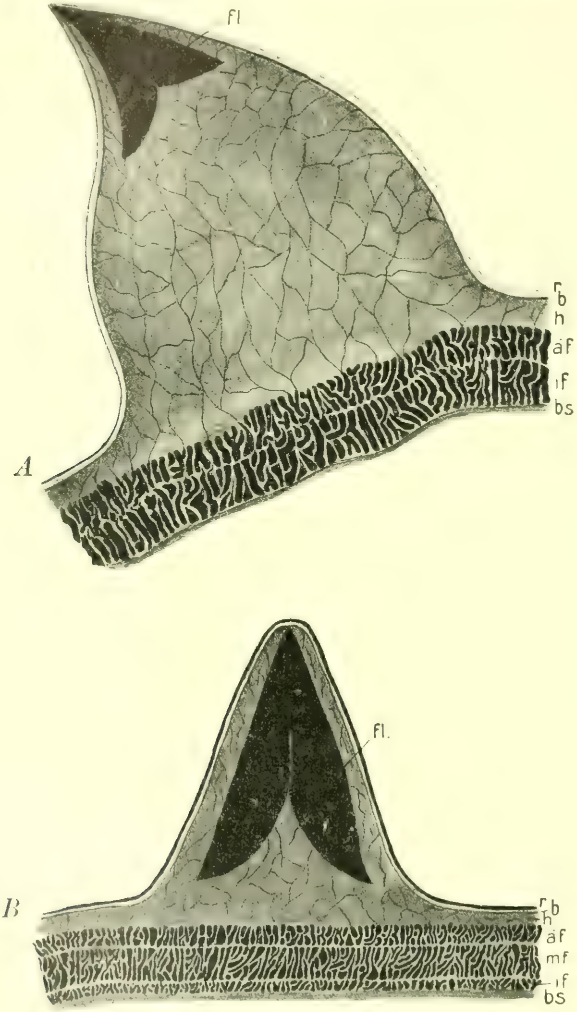


Fig. 13.

Querschnitte durch die Seitenflügel. *fl*, Flügelleiste; *r*, Rindenschicht; *b*, Band; *h*, homogene Schicht; *äf*, äußere, *mf*, mittlere, *if*, innere Faserschicht; *bs*, Basalschicht.

Befunde bei ein und derselben Species nach seiner Meinung findet seine einfache Erklärung in der Verschiedenheit des Katzen- und Hundespulwurms, die ihm sonderbarerweise entgangen ist. Denn in der Tat liegen die Insertionsstellen der Flügel bei *Ascaris canis* mehr ventral als bei *Ascaris felis*, wie auch gerade bei ersterer die hakenförmige Krümmung des Kopfes sehr scharf ausgeprägt ist. Wie aus der Schnittfolge der Fig. 14 und 15 hervorgeht, bildet sich der Flügel bei unsern beiden Ascariden an verschiedenen Stellen der Unterlippen. Während bei *Ascaris felis* die die späteren Flügel andeutende Verdickung der Unterlippen in der äußersten Spitze auftritt (Fig. 14 *a*) und die Flügelbildung dann (Fig. 14 *b* u. *c*) in der dorsalen Körperhälfte stattfindet, finden wir die Verdickung der Unterlippen bei *Ascaris canis* seitlich an diesen (Fig. 15 *a*), und wie die Fig. 15 *b* u. *c* zeigen, geht dann die Flügelbildung in der ventralen Körperhälfte vor sich. Da die Kopfflügel sich über den Seitenlinien erheben, so müssen diese letzteren natürlich am Kopf ebenfalls mehr ventralwärts gelegen sein, um dann erst in die Mitte der Körperseiten überzugehen. Dies ist in der Tat bei dem Hundespulwurm im Gegensatz zu dem der Katze der Fall.

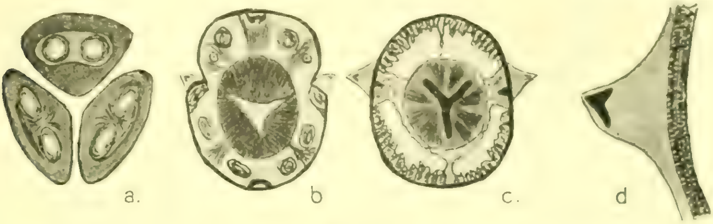


Fig. 14.

Schematische Entwicklung der Seitenflügel am Kopf bei *Ascaris felis*.

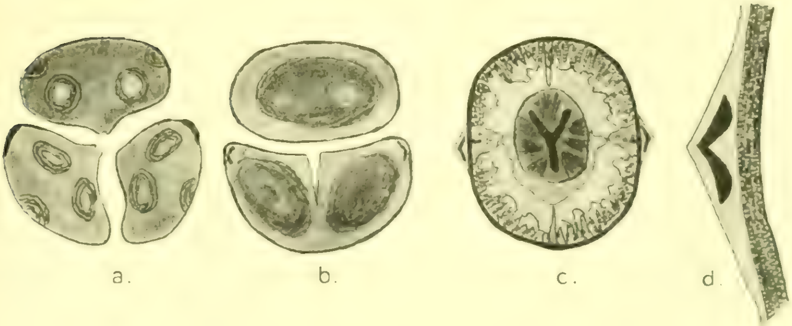


Fig. 15.

Dasselbe bei *Ascaris canis*.

Entsprechend diesem Verhalten der Seitenlinien am Kopf haben wir dann auch den gleichen Verlauf am Schwanzende. Hier liegen die Seitenlinien bei *Ascaris canis* etwas mehr ventral als bei *Ascaris felis.*

Über den histologischen Bau der Kopfflügel sagt LEUCKART: »daß dieselben eine Duplikatur der äußeren Cuticularbedeckungen darstellen, an deren Bildung die übrigen Gewebe, namentlich die Muskeln, keinen Anteil nehmen«. Er führt weiterhin aus, daß die Faserschichten unter den Flügeln ohne Unterbrechung fortlaufen, und daß das Gewebe, welches die Flügel bis auf das »Chitinband« ausfüllt, aus einer hyalinen Grundsubstanz besteht, welche von zahlreichen Fasern durchsetzt ist.

Zu gleichen Ergebnissen haben auch ZUR STRASSENS Untersuchungen der Kopfflügel von *Ascaris felis* geführt. Auch er hat gefunden, daß sich, »die dicken Schichten der gekreuzten Fasersysteme samt der Subcuticula unverändert« unter den Kopfflügeln hinwegziehen, an deren Bildung sich »ausschließlich Epidermis und Corium« beteiligen.

Es erscheint daher sehr auffallend, daß VAN BÖMMEL, dem beide Arbeiten vorgelegen haben, im Gegensatz dazu die Behauptung aufstellt: »die Hauptmasse des Flügelfortsatzes wird gebildet durch die sich enorm verdickende äußere Faser- und innere Fibrillenschicht, die im Flügelfortsatz selbst ihre Grenze gegeneinander verlieren; aus ihnen strahlen zahlreiche Fasern in den Fortsatz aus, die einander zum Teil in der Mittellinie begegnen und miteinander in Verbindung treten«. Denn LEUCKART sowohl wie ZUR STRASSEN haben richtig beobachtet, daß die Faserschichten — und zwar bei *Ascaris felis* wie bei *Ascaris canis* — an der Bildung des Flügelfortsatzes überhaupt keinen Anteil nehmen, sondern sich unverändert darunter hinziehen, während der Rand des Flügels, wie dies die Fig. 16 *A* u. *B* deutlich erkennen lassen, die Rindenschicht in derselben Weise zeigt, wie die übrige Cuticula. Es ist also nur die homogene Schicht, welche den Flügel erfüllt. Dies ergibt sich auch ohne weiteres schon daraus, daß sowohl auf Quer- wie auf Längsschnitten bei beiden Species diese Masse, welche die Flügel ausfüllt, sich in keiner Weise von der homogenen Schicht an irgend einer andern Stelle der Cuticula auf entsprechenden Schnitten unterscheidet. Nicht nur das Saftbahnensystem ist gleichartig ausgebildet, sondern auch die in die homogene Schicht eingelagerten Bänder — bei *Ascaris felis* zwei und bei *Ascaris canis* eins — finden wir in den Flügeln wieder.

In dieser homogenen Schicht liegt nun aber noch ein besonderes

Gebilde, das von Leuckart als Chitinband, von van Bömmel als Flügelleiste bezeichnet wird. In meiner früheren Mitteilung habe ich es Chitinleiste genannt. Nach den Untersuchungen, die Herr Professor Rupp so freundlich war, für mich anzustellen, läßt sich jedoch in der Cuticula der Ascariden Chitin überhaupt nicht nachweisen, dadurch wird also Leuckarts und meine bisherige Benennung hinfällig, und ich werde dies Gebilde mit van Bömmel Flügelleiste nennen, eine Bezeichnung, die um so zutreffender ist, als dies Gebilde außerhalb des Flügelbereichs in den Seitenlinien als eine flügelförmige Leiste weiter die Cuticula durchzieht, wo sie über der äußeren Faserschicht in die homogene Schicht eingebettet ist. Aus letzterer Tatsache nun ergibt sich ohne weiteres, daß auch in den Flügeln selber die äußere Faserschicht keinen Anteil an dem Aufbau der Flügelleiste haben kann.

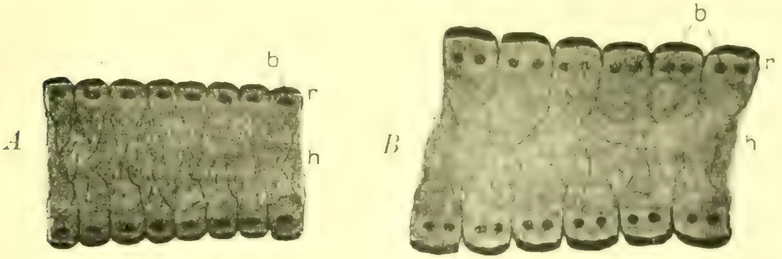


Fig. 16.
Längsschnitte durch die Seitenflügel. 1/12 hom. Imm. Oc. 1.

Die Seitenflügel beginnen unmittelbar an der Vereinigungsstelle der Lippen am Kopfe, und zwar an der Oberkante der Unterlippen. Auf Serienquerschnitten des Kopfes sieht man an der Stelle, wo sich die drei Lippen vereinigt haben, eine leichte Schwellung und darin auch schon die Flügelleiste in derselben Weise, wie sie sich hinter den Flügeln in den Seitenlinien wiederfindet (Fig. 14 u. 15). Verfolgt man die Schnitte weiter, so nimmt der Kopfflügel sehr bald seine spezielle Form an, die beiden Flügel der Flügelleiste schließen sich zusammen, wobei sie sich nach innen zu verdicken und so ihre charakteristische schwalbenschwanz- oder pfeilspitzenförmige Gestalt annehmen, in der Mitte bleibt eine feine Naht bestehen. Sie treten dabei mit keiner der Schichten der Cuticula in Verbindung, sondern bleiben selbständig, umgeben von zahllosen Fäserchen oder Kanälen des Saftbahnensystems, welch letzteres in den Kopfflügeln wohl hauptsächlich den Zweck verfolgt, diese möglichst beweglich zu erhalten. Erst in

Verbindung mit diesem Fasersystem machen die Flügelleisten die Kopfflügel, wie LEUCKART sagt, zu einer Art Pflugschar, durch deren Hilfe die Würmer den Darminhalt ihrer Wirte mit Leichtigkeit und Geschick durchsetzen.

Während nun bei den lanzettlichen Flügeln von *Ascaris canis* der Übergang nach hinten in derselben Weise erfolgt, wie der nach vorn, liegt bei *Ascaris felis* eine kleine Verschiedenheit vor, die naturgemäß durch die Form der Flügel bedingt wird. Auch hier kann ich VAN BÖMMEL nur zum Teil beistimmen. Wenn er angibt, daß das Übergehen des Flügelfortsatzes in die Körperoberfläche am vorderen und hinteren Ende in gleicher Weise erfolgt, so trifft dies wohl für *Ascaris canis* zu, nicht aber für *Ascaris felis*. Auf Serienquerschnitten kann man den Beginn des Flügelfortsatzes bei beiden Species nicht voneinander unterscheiden. Am unteren Ende aber entstehen durch den anders geformten Flügel von *Ascaris felis* Querschnittbilder, wie sie VAN BÖMMEL in den Fig. 12 und 13 seiner Arbeit gibt, und die in natürlicher Weise dem Übergang der Flügelleisten in die Seitenlinien entsprechen. Über den letzteren erhebt sich beim Katzenspulwurm eine sehr kleine papillenartige Erhebung, in der sich die ebenfalls sehr kleine Flügelleiste fortsetzt, im Gegensatz zu *Ascaris canis*, wo sich die Flügelleiste in der homogenen Schicht über den Seitenlinien sehr deutlich absetzt, besonders auf Querschnitten, die mit einem Gemisch von Methylenblau und Auramin gefärbt sind (Fig. 17 *A* u. *B*).

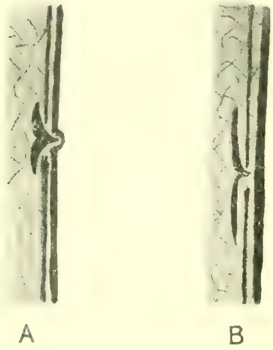


Fig. 17.
Flügelleisten in den Seitenlinien.

Es wäre nun zum Schluß noch die Fig. 14 in der Arbeit VAN BÖMMELS zu erwähnen. Als ich die Flügelleisten in den Seitenlinien zum erstenmal sah, geschah dies in der gleichen Weise, wie dies die VAN BÖMMELsche Zeichnung darstellt. Dasselbe geschieht auch, wenn man nach längerer Zeit derartige Schnitte, deren Färbung nicht intensiv genug ist, wieder einmal ansieht. Man hat dann jedesmal den Eindruck, als ob die Cuticula in der Seitenlinie unterbrochen und dieser Einschnitt von deutlich ausgeprägten Rändern eingefaßt wäre. Hier liegt aber eine optische Täuschung vor, der anscheinend VAN BÖMMEL zum Opfer gefallen ist. Es sind in Wirklichkeit die Konturen der unter der Rindenschicht hinziehenden Flügelleisten, die diesen Eindruck erwecken.

Die Spicula.

(Fig. 18—24 *A* und *B*.)

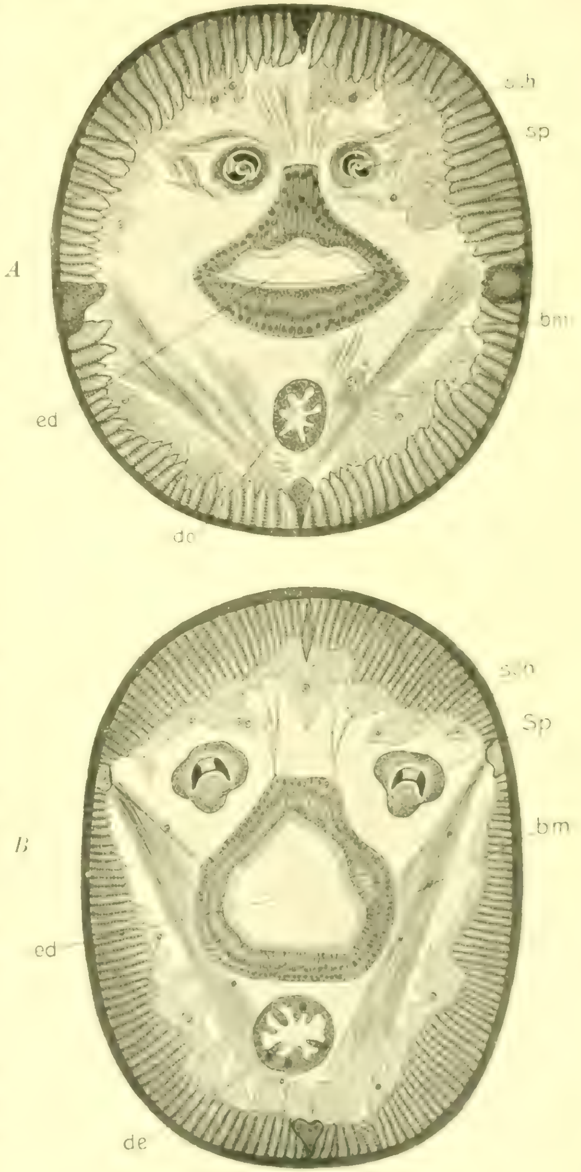


Fig. 18.

Querschnitte durch das Schwanzende mit den Spicula. *sp*, Spiculum. *de*, Ductus ejaculatorius. *ed*, Enddarm. *bm*, Bursalmuskel. *sch*, Scheide des Spiculum.

Zu den morphologischen Verschiedenheiten von *Ascaris felis* und *Ascaris canis* tritt weiter die voneinander abweichende Gestalt der Spicula hinzu.

Die Spicula der Nematoden weichen bei den einzelnen Gattungen und Arten ziemlich stark voneinander ab, indem bald nur ein Spiculum wie bei *Oxyuris* und bei einigen Holomyariern, bald deren zwei vorhanden sind, wobei diese wieder entweder gleichlang wie bei *Ascaris*, *Strongylus* usw. oder von ungleicher Länge sind, wie bei den Gattungen *Heterakis*, *Filaria* und andern. Einzelnen Gattungen wie *Trichina*, *Gordius* und *Dermatoxys* fehlen die Spicula gänzlich. Wie groß selbst innerhalb einzelner Gattungen die Differenzen im morphologischen Bau der Spicula sind, ergibt eine Gegenüberstellung der Spicula unsrer beiden Ascariden. Wie wir aus den Querschnitten in Fig. 18 *A* und *B* ersehen, liegen die Spicula dorsal und zu beiden Seiten des Enddarmes, dessen äußere Form dadurch insofern etwas verändert wird, als er nicht mehr seine im Querschnitt kreisrunde Gestalt behält, sondern dorsal an beiden Seiten eingezogen erscheint und die dadurch gebildete Spitze zwischen die beiden Spiculataschen schiebt. Im Längsschnitt (Fig. 19) liegen die Spicula dorsal vom Enddarm, während der Ductus ejaculatorius ventral von diesem liegt.

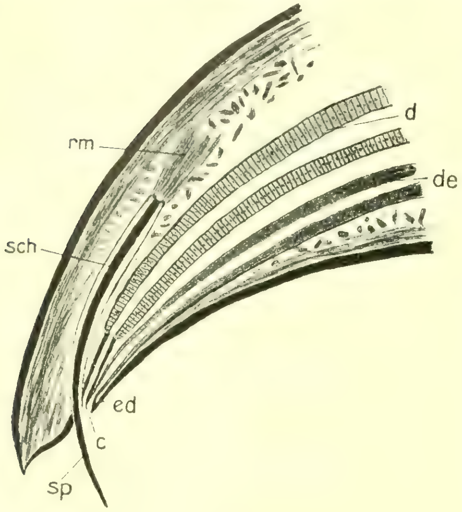


Fig. 19.

Längsschnitt durch das Schwanzende. *c*, Cloake; *d*, Darm; *de*, Ductus ejaculatorius; *ed*, Enddarm; *sch*, Scheide; *rm*, Retractormuskel; *sp*, Spiculum.

Die Spicula sind von einer Tasche oder Scheide umgeben, die durch eine Ausstülpung des Enddarmes an dessen Mündung in die Cloake gebildet wird. Diese Scheide ist von unregelmäßigem Querschnitt, der Form des zugehörigen Spiculums in etwas angepaßt und von sehr muskulösem Bau. An jede Scheide greifen von vorn her zwei Retractoren an, von der Schwanzspitze aus mehrere Protractoren. Sind die Spicula außer Gebrauch, so liegen sie im Körper zurückgezogen, beim Gebrauch können sie bis zur Hälfte ihrer Länge ausgestreckt werden. Sie sind sichelförmig gebogen, und zwar bei *Ascaris felis* stärker als beim Hundespulwurm. Ihre Gesamtlänge beträgt bei ersterer ungefähr das Doppelte der Länge der letzteren und ist, wie schon eingangs erwähnt, im Durchschnitt bei ersterer 1,30 mm, bei letzterer 0,70 mm. An ihrer Basis sind die Spicula ausgehöhlt (Fig. 20 *A* u. *B*) und mit dem Boden der Scheide verwachsen; an dieser Stelle greifen zwei starke Muskeln an, die vorher genannten Retractoren, während die Protractoren an der Außenwand der Scheide inserieren. Ihrer Herkunft nach sind die Spicula wohl in letzter Instanz auf die cuticulare Auskleidung des Enddarmes zurückzuführen, indem von diesem aus die Tasche durch Ausstülpung entsteht, doch können hierüber nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Auskunft geben.

Die Spicula unsrer beiden Arten sind dadurch von denen von *Ascaris megalocephala* unterschieden, daß sie nicht ein bloß cylinder- oder stäbchenförmiges Gebilde sind, sondern daß sie an dem cylinderförmigen Teil, den ich mit Leuckart als Schaft bezeichnen möchte, Lamellen oder Flügel tragen, die durch ein Verbindungsstück mit dem Schaft zusammenhängen. Die Verschiedenheit dieser Teile erkennt man besonders gut auf Querschnitten, Fig. 21 *a* und 22 *a*, wo sie bei der Färbung ein eigentümliches Verhalten zeigen, das bei den verschiedensten zur Verwendung kommenden Farben stets dasselbe ist. Es treten nämlich immer drei scharf abgegrenzte Tönungen auf, und zwar färben sich am dunkelsten die Flügel der Spicula, am hellsten oder eigentlich gar nicht der in der Mitte liegende stark lichtbrechende Schaft. Zwischen den Flügeln und dem Schaft und um diesen selbst herum liegt das Verbindungsstück, das sich schwächer färbt als die Flügel.

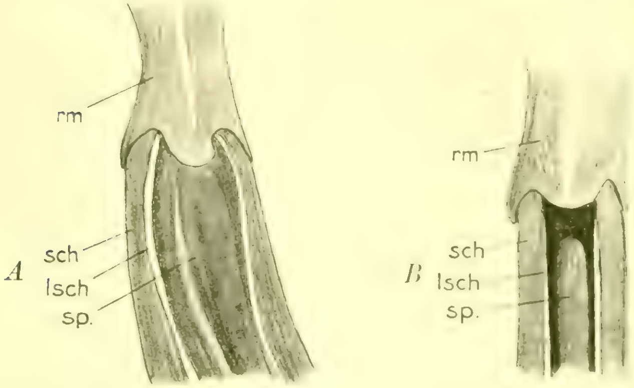


Fig. 20.

Längsschnitt durch die Basis des Spiculum. *rm*, Retractormuskel. *lsch*, Lumen der Scheide. *sch*, Scheide; *sp*, Spiculum. Leitz Obj. 7. Oc. 7.

Daß wir es hier tatsächlich mit drei verschiedenen Teilen zu tun haben, geht auch aus dem Aufbau des Spiculums hervor, wie es in Fig. 23 *A* für *Ascaris felis* und in der Fig. 23 *B* für *Ascaris canis* zur Darstellung kommt. Fig. 23 *a* zeigt einen Querschnitt, der durch die ausgehöhlte Basis des Spiculums gelegt ist. Hier wie auch in dem folgenden Querschnitt in Fig. 23 *b* erkennen wir, daß das Spiculum bei unsern beiden Ascariden zuerst cylinderförmig ist und erst dann seine charakteristische Gestalt erhält. In der zuerst geschlossenen Spiculumwand, die den Schaft umgibt, entsteht bei *Ascaris canis* ein Einschnitt, der sich allmählich vertieft, während der Schaft nach der entgegengesetzten Seite der Wand rückt und um ihn herum das Verbindungsstück entsteht (Fig. 23 *B* c_1, d_1, e_1).

Bei *Ascaris felis* erfolgt der Aufbau in etwas andrer Weise, indem hier das Spiculum unmittelbar über der Basis an der nach dem Darm zu gelegenen Seite bereits eingeschnitten ist (Fig. 20 *A*). Die beiden Flügel verändern bald ihre Größe zueinander, und der kleinere wird von dem größeren überdeckt, wie dies die Fig. 23 *A* *c*—*d* zeigen. Auch hier ist der Schaft an der Basis ausgehöhlt, und die gleichen Muskeln

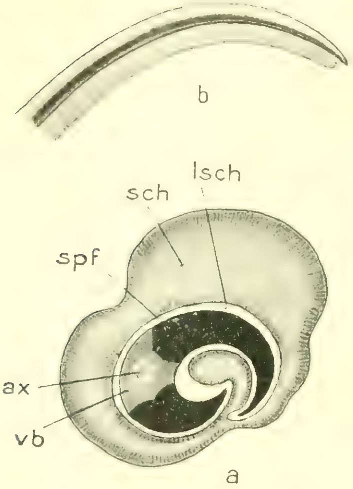


Fig. 21.

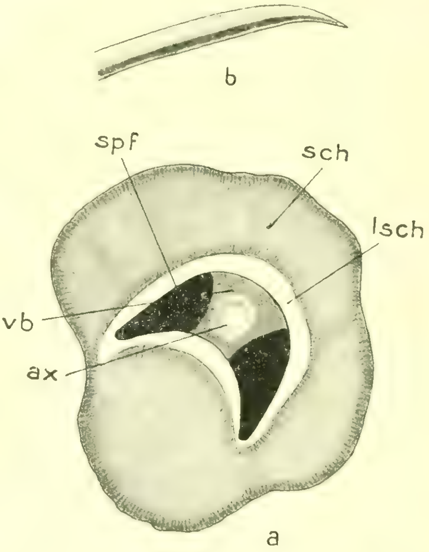


Fig. 22.

Fig. 21 *a*. Querschnitt durch Scheide und Spiculum von *Ascaris felis*. *ax*, Achse; *vb*, Verbindungsstück; *spf*, Spiculumflügel; *sch*, Scheidenwand; *lsch*, Lumen der Scheide. Fig. 21 *b*. Spiculum in der Totalansicht. — Fig. 22 *a* und *b*. Dasselbe für *Ascaris canis*.

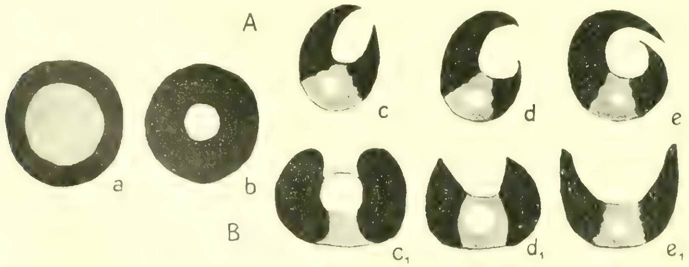


Fig. 23.

A. Aufbau des Spiculum bei *Ascaris felis*. Obj. 7. Oc. 1. *B*. Aufbau des Spiculum bei *Ascaris canis*. Obj. 7. Oc. 1.

wie bei *Ascaris* setzen sich an die Scheidenwand an. Die bei dem Katzenspulwurm durch Übereinandergreifen der beiden Flügel gebildete Rinne wird durch eine Einstülpung der Scheidenwand fast vollständig ausgefüllt, ebenso wie sich auch bei *Ascaris canis* die Scheidenwand der Form der Spicula anpaßt.

Aus vorstehendem ergeben sich die Querschnittsbilder der Scheide mit Spiculum, wie wir sie in Fig. 21 *a* und 22 *a* vor uns haben. Während nämlich der stark lichtbrechende Schaft und das Verbindungsstück der Spicula bei unsern beiden Nematoden in Form und Aussehen vollkommen gleich sind, zeigen die Flügel ein ziemlich abweichendes Verhalten. Bei *Ascaris felis* sind die beiden Flügel von verschiedener Länge, und zwar ist der innere Flügel, das ist derjenige, der der Medianebene des Körpers zunächst liegt, doppelt so lang als der äußere. Dadurch, daß beide Flügel stark einwärts gekrümmt sind, wird der äußere von dem inneren überragt, wie es aus dem Querschnittsbild zu erkennen ist. Zwischen die beiden Flügel und in die durch die Krümmung der äußeren Flügel gebildete Rinne zieht sich die bereits erwähnte Falte oder Einstülpung der Scheidenwand.

Bei *Ascaris canis* dagegen sind die Flügel einander gleich, ebenfalls stark gekrümmt, jedoch nur so weit, daß der Querschnitt, wie Fig. 22 *a* zeigt, von halbmondförmiger Gestalt ist. Jeder Flügel hat etwas mehr als die Größe des kleinen Flügels von *Ascaris felis*. Die Flügelform beider Ascariden bleibt dieselbe, nachdem sie einmal die charakteristische Gestalt angenommen hat.

Die Längen- und Breitenmaße der Spicula- und Scheidenquerschnitte enthält die nachstehende Tabelle:

	Ascaris felis	*Ascaris canis*
Länge des Querschnittes des Spiculum	0,0488 mm	0,0432 mm
Breite desselben	0,0270 »	0,0324 »
Länge d. Querschnittes d. Scheide	0,0776 »	0,0945 »
Breite d. Querschnittes d. Scheide	0,0405 »	0,0810 »
Achsendurchmesser	0,0081 »	0,0108 »
Verbindungsstück	2 × 0,0040 »	2 × 0,0027 »
Großer Flügel	0,0378 »	0,0297 »
Kleiner Flügel	0,0189 »	0,0297 »

Aus dieser Verschiedenheit des Baues der beiden Spicula ergibt sich dann auch das verschiedenartige Aussehen der Spicula beider Species in ausgestrecktem Zustand in der Totalansicht (Fig. 21 *A* u. *B*).

Von den hier dargestellten Spiculis zeigen Fig. 21 *b* und 22 *b* das Vorderende in vergrößertem Maßstabe.

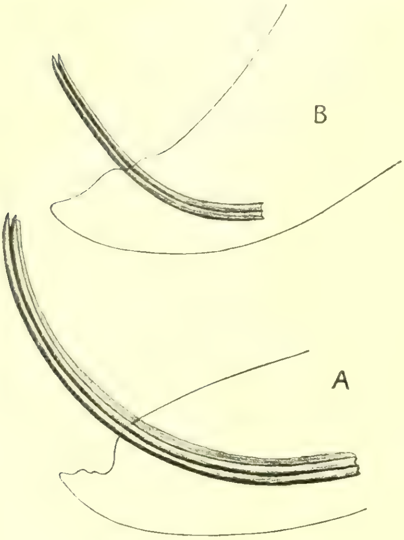


Fig. 24.
Spicula in ausgestrecktem Zustande bei gleich großen Tieren beider Species. Obj. 3. Oc. 1.

Abgesehen davon, daß, wie schon bemerkt, die Spicula von *Ascaris felis* stärker gekrümmt sind als die von *Ascaris canis*, erscheinen die Spicula der ersteren fast doppelt so breit als die der letzteren, indem unter dem deutlich erkennbaren Schaft des Spiculums der größere Flügel wie die Fahne einer Vogelfeder zu sehen ist. Bei *Ascaris canis* dagegen erscheinen Schaft und Flügel des Spiculum als ein Ganzes, da eben beide Flügel gleich lang sind und nur halb so breit wie der größere Flügel von *Ascaris felis.* Die Angabe **Leuckarts**, daß die stäbchenförmigen Spicula, wie die von *Ascaris lumbricoides,* ein abgerundetes und geschlossenes Ende haben, während die Exemplare mit Seitenflügeln an ihrem Ende stets eine Bruchstelle erkennen lassen, ist wohl auf mangelhaftes Material zurückzuführen. Wie die Fig. 21 *b* und 22 *b* zeigen, laufen die Spicula von *Ascaris felis* und *Ascaris canis* stets glatt und nadelspitz aus.

Was nun den Zweck der Spicula anlangt, so wissen wir darüber noch nichts sicheres, sondern wir sind nur auf Vermutungen angewiesen, die ich aber hier doch nicht unausgesprochen lassen möchte. Einmal können wir darin Reizorgane sehen; dafür würde sprechen, daß wir bei einigen Nematoden nur ein Spiculum finden. Weiter könnten sie bei den mit zwei gleichen stäbchenförmigen Spiculis versehenen Nematoden dazu dienen, die Vulva aufzusperren, um so eine möglichst enge Verbindung zwischen Ductus ejaculatorius und Vulva herzustellen. Ferner ist aber auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sie zum Auffangen und Überleiten des Spermas benutzt werden, ähnlich wie wir es bei den Gonopoden der Crustaceen finden. Hierfür würde besonders ihr rinnenförmiger Bau und ihre Lage beim Gebrauch unterhalb des Ductus ejaculatorius in Betracht zu ziehen sein. Den letzteren Zweck könnten schließlich auch die mit zwei gleichen stäbchenförmigen Spiculis versehenen Nematoden durch Zusammenpressen derselben erreichen. Am schwierigsten bleibt natürlich die Deutung beim Vorhandensein von zwei ungleichen Spiculis. Schließlich liegt ja bei der Verschiedenheit der Spicula bei den einzelnen Species kein Grund vor, den gleichen Zweck bei allen anzunehmen.

Wenn wir nun die Spicula von *Ascaris felis* und *Ascaris canis* näher betrachten, so dürfte es mehr als wahrscheinlich sein, daß der Bau der Spicula auf einen bestimmten Zweck hinweist. So scheint vor allem aus der sich durch die eigenartige Färbung ergebenden verschiedenartigen Zusammensetzung hervorzugehen, daß die Flügel der Spicula beweglich sind. Als Achse wäre dann der wahrscheinlich aus Chitin bestehende Schaft zu betrachten, während das Verbindungsstück eine elastische Membran darstellen würde, die als eine Art von Scharnier für den Flügel dient. Dadurch würden aber die Spicula tatsächlich imstande sein, als Samenrinne dienen zu können, während die scharfe Spitze gleichzeitig als Reizorgan Verwendung finden würde. In dieser Ansicht werde ich noch dadurch bestärkt, daß bei *Ascaris felis*, wo wir zwei verschieden lange Flügel haben, der längere der Medianebene zugekehrt ist, da bei der Lage der Spicula zum Darm nur so aus beiden Spiculis eine Rinne gebildet werden kann. Wären die beiden kleineren der Medianebene zunächst gelegen, so würde zwischen beiden Spiculis ein Zwischenraum bleiben, da der Abstand zwischen beiden größer ist, als die Länge der beiden kleinen Flügel.

Subcuticula (Hypodermis) und Seitenfelder.

Unmittelbar vor Abschluß dieser Arbeit erschien Abschnitt IV und V von MARTINIS eingehender Arbeit »Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden«, so daß ich Gelegenheit hatte, seine Befunde mit den meinigen zu vergleichen. Hierbei konnte ich feststellen, daß unsre Resultate und Anschauungen sich fast durchweg decken. Nur auf einen Punkt muß ich dabei hinweisen. MARTINI führt die beiden von mir behandelten Nematoden noch als *Ascaris mystax* an und hat zu seinen Untersuchungen anscheinend Ascariden aus Katze und Hund verwendet. Den Grund für meine Annahme bietet die Tatsache, daß MARTINI »von etwa 6 cm langen Exemplaren«, die ihm zur Untersuchung zur Verfügung standen, und von »größten Exemplaren von über 17 cm Länge« aus dem hygienischen Institut zu Rostock spricht. Erstere halte ich entsprechend den von mir festgestellten Maßen für Exemplare meiner *Ascaris felis*, letztere für solche von *Ascaris canis.* Eine weitere Bestätigung dieser Annahme finde ich noch in der Angabe MARTINIS: »Übrigens ist die Subcuticula bei den 6 cm langen Tieren jedenfalls nicht dünner als bei 17 cm langen«. Wie aus meiner Maßtabelle S. 563 hervorgeht, die für Durchschnittsexemplare aufgestellt ist, ist die Dicke der Subcuticula bei den längeren Exemplaren von *Ascaris canis* geringer als die von *Ascaris felis.* Da nun 17 cm lange Exemplare im allgemeinen weit über dem Durchschnitt stehen, ist MARTINIS Angabe ganz natürlich. Diese Verwendung von Material aus Hund und Katze erklärt dann auch die Befunde MARTINIS, wie ich gleich zeigen werde.

Die Subcuticula besteht aus einem vacuolenreichen Gewebe, in dem spärliche, sehr kleine Kerne von 0,0017 mm Größe liegen; letztere nehmen in den Seitenfeldern an Größe zu. Sie ist durchsetzt von zahlreichen feinen Fäserchen, die einerseits in die Basalmembran der Cuticula zu verfolgen sind, wie man sie auch hin und wieder in die Muskulatur eindringen sehen kann. Es stimmt dies mit den Angaben ROHDES überein, die von TOLDT für *Ascaris megalocephala* ebenfalls bestätigt worden sind. Eine Verschiedenheit der Subcuticula bei unsern beiden Ascariden besteht hauptsächlich in der verschiedenen Dicke, wie eben erwähnt wurde. Dann aber ist besonders auffallend die Schwierigkeit, die Kerne der Subcuticula bei *Ascaris felis* zu finden. Es entspricht dies also den Befunden MARTINIS bei seinen »jüngeren Tieren«, die ich eben für Exemplare meiner *Ascaris felis* halte. Ich stand bereits nach wochenlangem Suchen auf MARTINIS Standpunkt, daß die Kerne in der kleinen *Ascaris felis* im Gegensatz zu *Ascaris canis* überhaupt nicht vorhanden seien, so unwahrscheinlich mir dies auch für die Subcuticula als Matrix erschien. Schließlich fand ich sie jedoch auf Längsschnitten in einem mit Eisenhämatoxylin HEIDENHAIN stark überfärbten Präparat, das zur Untersuchung aller übrigen Details unbrauchbar war. Daraufhin habe ich sie dann auch in Querschnitten gefunden; daß sie hier sehr viel schwieriger wahrzunehmen sind als auf Längsschnitten, ist auf ihre sehr spärliche Verteilung außerhalb der Seitenfelder zurückzuführen. Die Verteilung der Kerne in der Subcuticula scheint jedoch nicht gleichmäßig zu sein, sondern nach dem Kopfende zuzunehmen, wie das gleiche auch MARTINI beobachtet hat.

Wenn MARTINI nun in seinem zusammenfassenden V. Abschnitt sagt: »Wenn Kerne in der Subcuticula sich finden, so haben wir es mit alten Tieren zu tun, bei den Embryonen und ganz jungen Tieren fehlen sie dort«, und dies selbst als das umgekehrte Resultat der meisten andern Forscher hinstellt, die das Fehlen der Kerne in der Subcuticula mit dem Alter der Tiere entschuldigen, so möchte ich demgegenüber doch aus eigner Erfahrung anführen, wie schwer es häufig ist, die Kerne zu finden. Es liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie in vielen andern Beziehungen des so überaus komplizierten Nematodenkörpers, sonst wäre die so lebhafte Kontroverse der letzten Jahre wohl auch ausgeschlossen gewesen. Es wäre jedenfalls wünschenswert auch in dem von MARTINI beobachteten Fall festzustellen, ob die »jüngeren Tiere« von *Ascaris mystax* der Species *felis* oder *canis* angehören.

Die Subcuticula zieht unter der Cuticula hin, geht an den Seitenlinien in die Seitenfelder über und ist auch hier unter der Cuticula nur von den Zellen der Medialreihe unterbrochen, wie dies schon K. C. SCHNEIDER und GOLDSCHMIDT für *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* angegeben haben. Auch bei unsern beiden Ascariden haben die Zellen der Medialreihe dieselbe charakteristische Gestalt. Einen geringfügigen Unterschied gegenüber den vorgenannten beiden Ascariden finden wir nur in dem Verhalten des excretorischen Drüsengewebes und in dem Fehlen eigentlicher Kernnester von der so außerordentlich charakteristischen Form derjenigen bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides*. Hier kann ich nicht ganz mit MARTINI übereinstimmen. Wenn er sagt: »Bei den größten Exemplaren von über 17 cm Länge ist jeder Kernhaufen sehr kernreich, doch sind die Kerne größer und stehen weiter voneinander als in den jüngeren Stadien, so daß man nur noch undeutlich bei der Betrachtung von Querschnitten den Eindruck eines ‚Kernhaufens' erhält«, so ist das richtig, wenngleich der Ausdruck »Kernhaufen« denn doch von ihm sehr weit gefaßt erscheint. Dagegen kann ich nicht gelten lassen, daß bei den kleineren Exemplaren, also meiner *Ascaris felis*, diese Kernhaufen »etwa in demselben Maßstab wie bei *Ascaris megalocephala*« auftreten. Es mag wohl vereinzelt vorkommen, daß eine Anzahl Kerne gedrängter zusammenstehen, aber sie bieten doch niemals ein so typisches Bild wie die Kernnester von *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides*.

Die Größe der einzelnen Kerne ist in den Seitenfeldern sehr verschieden, es gilt dies für unsre beiden Species; fast alle aber sind größer als die Kerne der Subcuticula.

Da die allgemeinen Verhältnisse der Seitenfelder der Nematoden von K. C. SCHNEIDER, GOLDSCHMIDT und andern und eben erst von MARTINI ausführlich behandelt worden sind und sich diese Angaben mit meinen Befunden in der Hauptsache decken, so kann ich mich hier auf eine kurze Beschreibung der geringen Abweichungen im Bau der Seitenfelder bei den von mir und den vorgenannten Autoren behandelten Ascariden beschränken. Zwischen *Ascaris felis* und *Ascaris canis* habe ich irgendwelche Differenzen nicht gefunden, ich kann daher beide im folgenden gemeinsam besprechen. Die folgenden Zeichnungen wurden, um vergleichen zu können, von beiden Tieren hergestellt.

Wie aus Fig. 25 *A* und *B* hervorgeht, sind auch hier dieselben Elemente am Aufbau der Seitenlinien beteiligt, wie sie Goldschmidt bei *Ascaris lumbricoides* angibt. Die Subcuticula wurde schon erwähnt. Weiter findet sich dann das Grundgewebe, in das die Subcuticula ohne Grenzen übergeht und das nach seinem ganzen Bau auch wohl aus dieser hervorgegangen sein dürfte, wenigstens sind alle Bestandteile des Grundgewebes, wie sie Goldschmidt schildert, größere und kleinere Vacuolen, Fibrillenbildung, Pigmentmassen u. a. in gleicher Weise auch in der Subcuticula vorhanden.

Nun gibt Martini auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen an, daß die Subcuticula aus dem Grundgewebe der Seitenfelder hervorgeht, und daß die Kerne aus dem Grundgewebe in die Subcuticula einwandern. Ich möchte

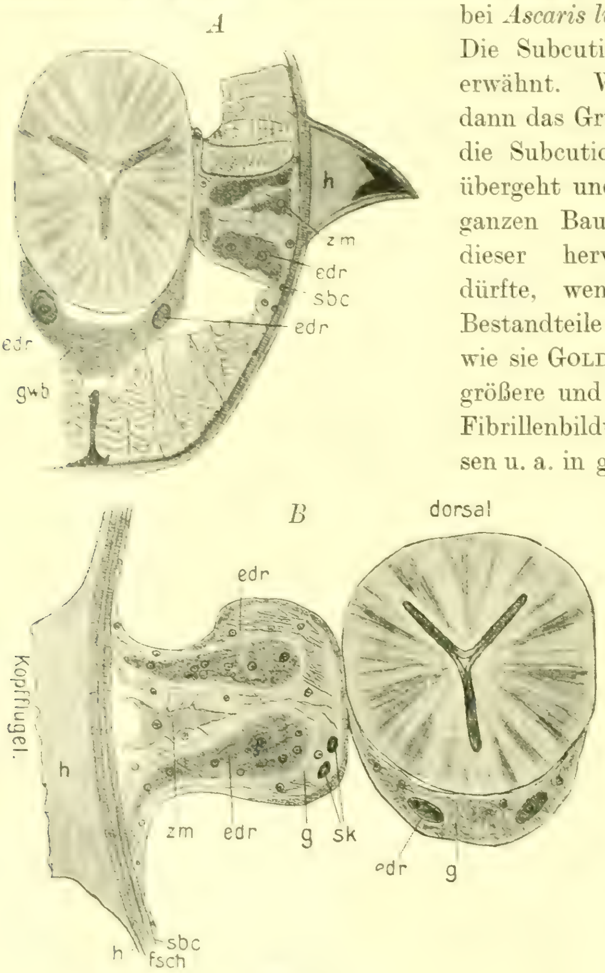


Fig. 25.

Querschnitt vorn durch den Kopf. Das excretorische Drüsengewebe ist abgegrenzt. *h*, homogene Schicht.; *fsch*, Faserschichten; *sbc*, Subcuticula; *zm*, Zellen der Medialreihe; *edr*, excretorisches Drüsengewebe; *g*, Grundgewebe; *sk*, Seitenkanäle; *gwb*, Gewebsbrücke.

natürlich die Richtigkeit dieses Befundes nicht bestreiten, solange ich sie nicht nachzuprüfen vermag. Trotzdem möchte ich an dieser Stelle meine Bedenken nicht unausgesprochen lassen, daß eine so kompliziert gebaute Cuticula wie die der Ascariden mit ihrem so differenten Aufbau nicht einer kernhaltigen Matrix bedürfen sollte, die ihr überall und nicht nur an den Längslinien untergelagert ist. Auch der Vergleich mit den Befunden bei Trematoden und Cestoden, »wo die Matrix der Cuticula auch kernlos erscheint, da die kernhaltigen Teile ihrer Zellen zwischen der Muskulatur in die Tiefe gerückt sind«, erscheint mir nicht ausschlaggebend. Denn niemals findet man bei *Ascaris felis* und *Ascaris canis* einen Kern in der Muskulatur in der Nähe der Subcuticula, der zu dieser gehören könnte. Dazu steht auch meines Erachtens die Muskulatur der Ascariden in zu loser Verbindung mit der Subcuticula.

Das excretorische Drüsengewebe, das sich im vorderen Teil, wie die Querschnitte durch die Flügelregion von *Ascaris felis* und *canis* (Fig. 25 *A* und *B*) zeigen, deutlich vom Grundgewebe abhebt, verliert bei unsern beiden Ascariden nach dem hinteren Körperende zu bald die scharfen Grenzen und läßt sich dann vom Grundgewebe nicht mehr unterscheiden. Daß dies tatsächlich der Fall ist und nicht etwa die Folge ungenügender Konservierung oder Färbung sein kann — und gerade bei Ascariden hängt von Konservierung, Alter des Materials und dessen Färbung sehr viel ab, wie Goldschmidt wiederholt betont und wie nicht oft genug betont werden kann —, geht aus folgendem hervor. Auf Schnitten nämlich, die durch den fast immer U-förmig gekrümmten Kopfteil von *Ascaris felis* und *Ascaris canis* so gelegt werden, daß man beim Schneiden jedesmal zwei Querschnitte bekommt, die also unter absolut gleichen Verhältnissen behandelt und auch gefärbt sind, findet man auf den mit Seitenflügeln versehenen Schnitten das excretorische Drüsengewebe durch seine Färbung scharf von dem Grundgewebe abgesetzt, während auf den daneben liegenden, weiter nach hinten gelegenen Schnitten das excretorische Drüsengewebe sich vom Grundgewebe nicht mehr abhebt. Hier findet man dagegen das Seitenfeld durch einen starken Fibrillenstrang, der den Seitenkanal mit den Zellen der Medialreihe verbindet, in zwei Felder zerlegt (Fig. 26 *A* u. *B*.).

Dieses wechselnde Verhalten in der Ausbildung des excretorischen Drüsengewebes ist stets nachweisbar, bei frischem und älterem Material und bei den verschiedensten Färbungen, so daß hier die Verhältnisse anders liegen als sie Goldschmidt für *Ascaris lumbricoides* angibt, wo stets eine scharfe Scheidung zwischen Grundsubstanz und excretorischem Gewebe vorhanden sein soll. Für meine Befunde kann ich als weiteren Beleg die Ergebnisse Martinis anführen, der bei *Ascaris megalocephala* ebenfalls keine scharfe Trennung zwischen excretorischem Drüsengewebe und übrigem Seitenliniengewebe durchführen möchte. Bestätigen kann ich dagegen, daß auch in der Gewebsbrücke (Goldschmidt), die die beiden Seitenfelder vorn verbindet und die den unpaaren Excretionskanal aufnimmt, sich Grundgewebe und excretorisches Drüsengewebe feststellen läßt, wie dies Fig. 25 *A* und *B* zeigen. Auch Kerne fehlen hier nicht, wenn sie allerdings auch weniger häufig sind als in den gleichen Teilen der Seitenfelder.

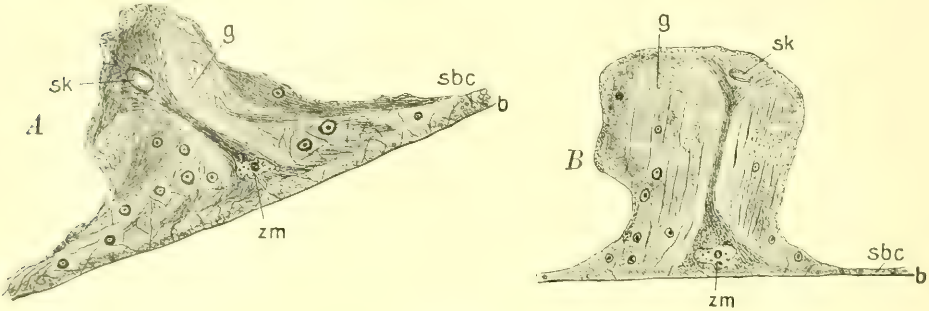


Fig. 26.

Seitenfelder unterhalb der Seitenflügel im Querschnitt. Das excretorische Drüsengewebe ist nicht mehr abgegrenzt. Figurenbezeichnung wie bei Fig. 25.

Eine ähnliche Änderung findet auch bei den Zellen der Medialreihe statt. Während nämlich am Kopf diese Zellen von bedeutender Größe sind und sich ziemlich weit über die Cuticula erheben, außerdem aber dasselbe so charakteristische Aussehen haben, wie sie Goldschmidt für *Ascaris lumbricoides* abbildet, ändern sie nach hinten zu ihre Form ab, werden mehr rundlich oder oval und den Zellen ähnlich, wie wir sie bei K. C. Schneider dargestellt finden. Daß auch dies keine Kunstprodukte sind, dafür läßt sich der Beweis leicht auf dieselbe Weise liefern, wie für die Veränderung des excretorischen Drüsengewebes. Ein Vergleich der Fig. 25 und 26 läßt diese Umwandlung leicht erkennen.

Zusammenfassung.

Stellen wir zum Schluß die anatomischen und histologischen Unterschiede der beiden Ascariden, die wir im vorstehenden einer Untersuchung unterzogen haben, zusammen, so finden wir:

	bei *Ascaris felis*:	bei *Ascaris canis*:
Flügelform im Querschnitt:	breit und spitz zulaufend	schmal und abgerundet.
Flügelform im Längsschnitt:	oval oder umgekehrt herzförmig,	lanzettlich.
Flügelgröße:	breiter und kürzer als bei *Ascaris canis.*	
Flügelleiste:	nur die Spitze des Flügels ausfüllend,	den Flügel zum größten Teil ausfüllend.
Postanale Schwanzpapillen:	auf jeder Körperhälfte drei ventral, zwei dorsal,	vier ventral, drei dorsal.
Schwanzspitze:	eingeknickt,	gerade verlaufend.
Spicula:	länger und breiter als bei *Ascaris canis.*	
Spiculaflügel:	verschieden lang und eingebogen,	gleichlang und halbmondförmig.
Ringe der Rindenschicht:	breiter als bei *Ascaris canis.*	
Anzahl der Bänder in der homogenen Schicht:	eins,	zwei.
Anzahl der Faserschichten:	zwei,	drei.

Zum Schluß meiner Arbeit ist es mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Korschelt, für die Unterstützung während meiner Arbeit und die Förderung meiner wissenschaftlichen Bestrebungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso möchte ich an dieser Stelle noch einmal Herrn Professor Dr. Meisenheimer und Herrn Dr. C. Tönniges Dank sagen für das große Interesse, das sie jederzeit meinen Untersuchungen entgegenbrachten.

Marburg a/L., im Juli 1909.

Literaturverzeichnis.

In nachstehendem Verzeichnis sind nicht nur die von mir bei meiner Arbeit verwendeten Bücher und Abhandlungen aufgeführt, sondern auch solche, die für eine Monographie der beiden von mir behandelten Ascariden in Betracht kommen würden.

R. Blanchard, Traité de Zoologie médicale. I. Paris 1889. p. 704 ff.

— Notices helmintholog. Paris 1891. In: Mémoires de la Société zoologique de France. Vol. IV. 1891. p. 420 ff.

— Du rôle des eaux et des légumes dans l'étiologie de l'helminthiase intestinale. Arch. de Parasitologie. T. III. 1900. No. 3. p. 485—491.

M. E. Bloch, Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer. Berlin 1782.

A. van Bömmel, Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden. In: Arb. d. Zool. Inst. Würzburg. Bd. X. 1895.

Dr. Bremser, Lebende Würmer im lebenden Menschen. Wien 1819.

T. Sp. Cobbold, Entozoa: an Introduction to the study of Helminthologie etc. London 1864. p. 316 ff.

O. Deffke, Die Entozoen des Hundes. Archiv f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde. 17. 1895.

C. M. Diesing, Systema Helminthum. Vol. II. Vindobona 1851. S. 180 ff. (Literaturangaben.)

Dujardin, Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris 1845.

Friedrich, Die Häufigkeit der tier. Darmparasiten beim Menschen. In: Münchener Wochenschrift 1887. Nr. 47 u. 48.

I. A. E. Goeze, Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer tierischer Körper. Blankenburg 1782. S. 79 ff.

— Erster Nachtrag. Hrsg. von J. Gg. Heinr. Zeder. Leipzig 1800.

H. Gribbohm, Zur Statistik menschlicher Entozoen. Kiel 1887.

B. Grassi, Contribuzione allo studio dell' elmintologia. In: Gazetta medica Ital. Lombardia 1879. Vol. XXXI. 28. p. 276—278.

R. Goldschmidt, Histolog. Untersuchungen an Nematoden. I. Zoolog. Jahrb. Bd. XVIII. 1903.

— Über die Cuticula von Ascaris. Zoolog. Anz. Bd. XXVIII. 1905.

— Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zoolog. Anz.. Bd. XXIX. 1906.

A. Heller, Darmschmarotzer. In: Handbuch der spez. Pathol. und Therapie. 1876. Bd. VII.

Chr. Huber, Bibliographie der klinischen Helminthologie. Heft 5/6. München 1893. S. 200—201. (Literaturangaben.)

Journal, The American, of medical sciences. 88. 1884.

Th. Kitt, Lehrbuch der patholog. Anatomie der Haustiere. Bd. II. S. 113. Stuttgart 1900.

R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten. Bd. II. 1876.

S. M. Lukjanow, Notizen über das Darmepithel bei Ascaris mystax. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXI. 1888. S. 293—302.

E. Martini, Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. XCIII. Heft 4. 1909.

K. Müller, Statistik menschlicher Entozoen. Erlangen 1872.

O. F. Müller, Vermium terrestrium et fluviatilum historia. Havniae et Lipsiae 1773.

L. G. Neumann, Traité des maladies parasitaires non microbiennes des animaux domestiques. 2. Edition. Paris 1892. S. 448, 458.

E. Perroncito, Eingeweidewürmer. In: Bd. II der Kochschen Enzyklopädie. Wien 1885.

A. F. Polonio, Sopra l'ascaris alata. In: Gaz. med. Ital. Lombardia 1860. Tomo V. Nr. 15. p. 121—122.

A. Raillet, Traité de Zoologie méd. et agricole. 2. éd. Paris 1893—1895. p. 402 ff.

F. Redi, Osservazioni. Firenze 1684.

E. Rohde, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. Zoolog. Beiträge von A. Schneider. Heft 1. 1885.

— Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zoolog. Beiträge von A. Schneider. Bd. III. 1892.

C. A. Rudolphi, Entozoorum s. vermium intestinalium historia naturalis. Vol. II. Amstelodami 1810.

Sitzungsberichte d. Erlanger Sozietät. Heft 4. 1872.

A. Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

O. Schoene, Beitrag zur Statistik der Entozoen im Hunde. Inaug.-Diss. Leipzig.

M. Stossich, Il genere Ascaris. Trieste 1896. In: Bolletino della Società adriatica di scienza naturali in Trieste. Vol. XVII. 1896.

C. Toldt, Über den feineren Bau der Cuticula von Ascaris megalocephala Cloquet. In: Arbeiten aus dem zool. Inst. Wien. Bd. II. 1899.

— Die Saftbahnen in der Cuticula von Ascaris megalocephala Cloquet. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.

— Über die Differenzierungen in der Cuticula von Ascaris megalocephala Cloquet. Zool. Anz. Bd. XXVIII. 1905.

P. C. F. Werner, Vermium intestinalium praesertim Taeniae humanae brevis expositio. Lipsiae 1782. Continuatio, cum tabulis.

H. Weisskopf, Tod eines Hundes durch Ascariden. In: Adams Wochenschrift für Tierheilkunde u. Viehzucht. 1880. S. 230.

F. A. Zürn, Die Schmarotzer auf und in dem Körper unsrer Haussäugetiere. Weimar 1882. I. Die tierischen Parasiten. S. 238 ff.

Die Muskulatur von Dytiscus marginalis.

Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.

Von

Albert Bauer.

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit 19 Figuren im Text.

Für die hier vorliegende rein anatomische Bearbeitung des Muskelsystems von *Dytiscus* kommt nur eine recht geringe Literatur, die *Dytiscus* selbst betrifft, in Betracht. So interessant es wäre, vergleichend anatomisch vorzugehen, das Muskelsystem andrer Coleopteren oder der Hexapodon im allgemeinen zum Vergleich heranzuziehen, so war das hier nicht meine Aufgabe, sondern es sollte nur ein Beitrag zur Insektenmorphologie gegeben werden, welcher mit dazu dienen soll, eine Grundlage für derartige Vergleiche zu schaffen. Deshalb sind auch nur die Arbeiten angeführt, die hier direkt in Betracht kamen. Ausführliche Literaturangaben über Insektenmuskulatur finden sich, neben zahlreichen älteren Arbeiten, in den Werken von Voss und Berlese (Literaturverzeichnis 11, 2).

Wie für alle vorliegenden anatomischen Untersuchungen an Coleopteren, so war auch für mich das Werk Straus-Dürkheims, »L'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris*«, durchaus maßgebend; meine Bezeichnungen sind, soweit es anging, die gleichen, wie sie Straus-Dürkheim eingeführt hat, bzw. wie sie Burmeister ins Lateinische übersetzte, natürlich mit Berücksichtigung der durch neuere Untersuchungen (z. B. Amans 1885) veranlaßten Änderungen. Nur da, wo eine Funktions- oder Lageveränderung eines Muskels vorliegt, (z. B. die Muskulatur des dritten Beinpaares, die durch die Coxaverwachsung modifiziert ist), habe ich neue Namen eingeführt und die alte Bezeichnung in Klammern beigesetzt. Die von Voss in seiner Arbeit über den »Thorax von *Gryllus domesticus*« 1905 vorgeschlagenen und auch von Berlese 1909 angenommenen Namenänderungen habe ich, um Vergleiche zu erleichtern, ebenfalls in Klammern beigefügt.

Eine Bearbeitung der Thoraxmuskulatur von *Dytiscus* liegt vor in der Lukschen Untersuchung über die »Brustmuskulatur der Insekten«. Meine Ergebnisse weichen erheblich von denen der genannten Arbeit ab, und ich habe an den betreffenden Stellen diese Abweichungen besprochen.

Präparationsmethode.

Als Haupterfordernis bei der Präparation erwies sich, dem Käfer eine möglichst fixierte Lage zu geben; durch Befestigung mit Stecknadeln ist dies kaum zu bewirken. In ausgezeichneter Weise ließ sich das in der Weise herstellen, daß der Käfer in Paraffin eingebettet wurde; zu diesem Zweck wurde flüssiges Paraffin in eine Glasschale von etwa 2 cm Höhe und 8 cm Durchmesser gegossen, und hierin legte ich den gut abgetrockneten Käfer in der Lage, wie ich ihn zu präparieren gedachte. Bis zum Erstarren des Paraffins hielt ich den Käfer mit Präpariernadeln in der gewünschten Lage. Man tut gut, den Käfer möglichst tief einzubetten, man kann das störende Paraffin beim Präparieren leicht entfernen. Auf diese Weise ist es verhältnismäßig leicht, selbst sehr kleine Teile des Käferkörpers von der Chitindecke zu befreien und in befriedigender Weise zu präparieren.

Die Käfer wurden nie frisch präpariert; in frischem Zustand sind die Muskeln äußerst weich und wenig deutlich voneinander zu unterscheiden. Gewöhnlich legte ich die Käfer einige Tage in 96%igen Alkohol, dem man mit Vorteil etwas Pikrinsäurelösung — bis zu leichtgelber Färbung des Alkohols — zusetzen kann; um gutes Eindringen des Alkohols zu bewirken, schnitt ich mehrere Öffnungen an Stellen, die für die jeweilige Präparation nicht in Betracht kamen. Man kann auch ohne Schaden den frisch getöteten Käfer einbetten und dann nach Öffnung des Körpers den Alkohol einwirken lassen. Die Präparation selbst erfolgte immer unter Alkohol. Die Hitze des flüssigen Paraffins bringt den zu präparierenden Teilen keinen Schaden.

Die gröbere Präparation kann durchaus genügend mit einer gewöhnlichen Präparierlupe vorgenommen werden; zum Studium der Feinheiten des Muskelapparates erwies sich jedoch das Binocular als nötig; es wurde die bekannte Konstruktion von Zeiss verwendet.

Die Herstellung der Zeichnungen erfolgte immer unter der Leitzschen Präparierlupe mit dem von Leitz dafür hergestellten Zeichenapparat.

Anfangs ist es nicht leicht, einen Muskel — am selben Objekt — wiederzuerkennen, wenn man nach vorhergegangener Präparation vom

Rücken her, eine weitere vom Bauch her vornimmt; in diesem Fall ist es sehr erleichternd, wenn man zwischen die Fasern des betreffenden Muskels eine kleine Spur irgend eines Farbstoffes bringt, so daß, wenn man genügend vorsichtig ist, dieser Muskel durch seine Färbung leicht und sicher wieder zu erkennen ist.

Die Muskulatur.

A. Kopf 596
  a. Eigenmuskulatur des Kopfes und seiner Anhänge 596
  b. Beweger des ganzen Kopfes 608
B. Thorax 612
  I. Flügelmuskulatur 612
    a. Muskulatur der Elytren 612
      1. Indirekte Muskeln 612
      2. Direkte Muskeln 614
    b. Muskulatur der Hinterflügel 614
      1. Indirekte Muskeln 614
      2. Direkte Muskeln 617
  II. Extremitätenmuskulatur 619
    a. Muskeln vom Thorax zur Extremität 619
      1. Vorderbein 620
      2. Mittelbein 624
      3. Hinterbein 628
    b. Muskulatur der einzelnen Extremitätenglieder 630
  III. Eigenmuskulatur des Thorax 634
      1. Prothorax 634
      2. Mesothorax 635
      3. Metathorax 636
C. Abdomen 638
  a. Muskeln des ersten und zweiten Segments 638
  b. Muskeln der übrigen Segmente 642
Literaturverzeichnis 644
Die Erklärungen der Abkürzungen in den Figuren finden sich am Schluß der Arbeit 645

A. Kopf.

a. Eigenmuskulatur.

1. Pharynxmuskulatur.

Musculi compressores pharyngis.

(Fig. 1 *cph*)

(Le constricteur du pharynx, Str.-D.)

Diese Muskeln liegen ringförmig um den Pharynx herum; am vorderen Teil sind die einzelnen Ringe stark wulstig, nach hinten zu werden sie schwächer und flach. Wenn sie sich kontrahieren, so verengen sie den Pharynx, und durch successive Kontraktionen wirken sie mit bei den Schluckbewegungen.

Die Compressores pharyngis gehören nicht zur eigentlichen Körpermuskulatur; sie stellen nur eine örtliche Verstärkung der dem Darm überhaupt eigentümlichen Ringmuskulatur dar. Eine Verbindung mit Skeletteilen des Kopfes ist nicht vorhanden; sie wurden im wesentlichen nur zum Verständnis der folgenden Dilatatoren des Pharynx besprochen, deren Antagonisten sie sind.

Musculi dilatatores pharyngis.

(Fig. 1 *dph.*)

(Prétracteur, élévateur du pharynx, Str.-D.)

Sie sind die Antagonisten der Musculi compressores pharyngis. Auf der Dorsalseite des Pharynx setzen fünf Paar, auf der Ventralseite ein Paar solcher Muskeln an. Die dorsalen Muskeln entspringen von den über dem Pharynx liegenden Chitinteilen des Kopfes, die ventralen von dem inneren Skeletfortsatz des Kopfes, dem Tentorium. Bei den dorsalen sind die vorderen bei weitem am stärksten; sie ziehen als dicke Bänder in ungefähr gleicher Richtung nach unten und hinten und gehen mit ihren Fasern zwischen den Fasern der Compressoren hindurch zum Pharynx. Die beiden mittleren, schwächeren, haben gekreuzte Richtung zueinander, laufen von innen oben nach außen hinten; die Insertion erfolgt in gleicher Weise. Das letzte Paar wird von den beiden Flexores mandibulae verdeckt. Die Dilatatoren erweitern den von den Compressoren verengten Pharynx.

Burmeister erwähnt diese Muskeln auch bei *Dytiscus*.

Musculus tentorio-pharyngealis.

(Fig. 3 *tp.*)

Er ist ein äußerst zarter Muskel. Die beiden entspringen nebeneinander am Tentorium, liegen dicht unter dem Pharynx und inserieren an dessen Unterseite vor dem den Pharynx stützenden Chitinring, der in der Pharynxwand liegt. Die Ursprungsstellen beider Muskeln liegen ziemlich dicht beieinander. Ihre Wirkung ist ähnlich der der Dilatatoren, sie erweitern den Pharynx. Höchst eigenartig ist die Lagebeziehung dieser Muskeln zu dem benachbarten Nervensystem; sie ziehen zwischen Quercommissur und Unterschlundganglion hindurch, was auch Liénard beobachtete bei *Dytiscus* (Literaturverzeichnis 7).

2. Oberlippenmuskulatur.

Sie ist bei *Dytiscus* sehr einfach; die Oberlippe erhält nur ein Paar Hebemuskeln.

Musculus levator labri.

(Fig. 1 *ll*.)

(L'élévateur du labre, Str.-D.)

Er entspringt an der Stirn und von den aufsteigenden Fortsätzen des inneren Kopfskelettes, ist von konischer Gestalt und steigt ziemlich steil nach unten, und beide inserieren mit deutlicher Sehne an langen, von den seitlichen Teilen der Oberlippe kommenden Chitinfortsätzen. Sie heben die Oberlippe etwas hoch durch ihre Kontraktion.

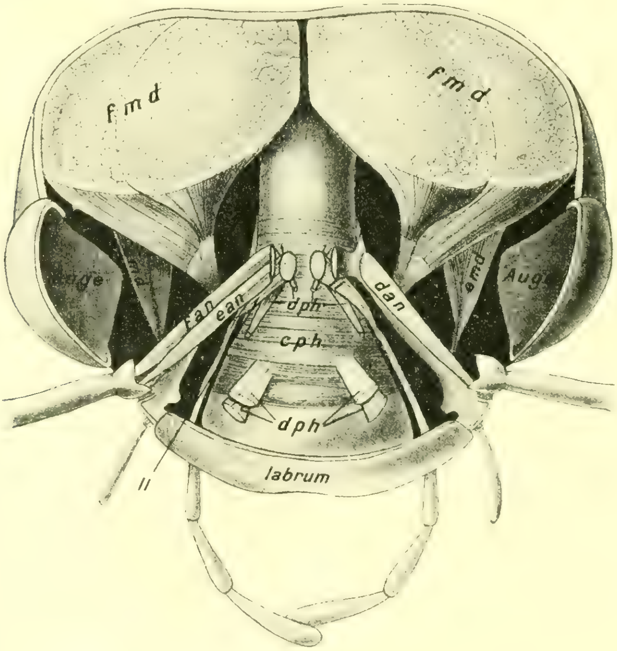


Fig. 1.

Kopf von oben geöffnet, zur Darstellung der Antennenmuskeln und Pharynxmuskeln.

3. Antennenmuskulatur.

Die Bewegung der ganzen Antenne erfolgt durch drei Muskeln, die die Antenne nach allen Richtungen zu zu bewegen vermögen, indem sie an drei verschiedenen Punkten des Innenrandes vom Antennengrundglied inserieren. Das proximale Ende des Antennengrundgliedes entspricht einer Halbkugel, die mit der Öffnung nach dem Innern des Kopfes gerichtet ist und in entsprechender Gelenkhöhle sitzt. An dem inneren kreisförmigen Rand setzen die Muskeln an, und da das Gelenk ein Kugelgelenk ist, so genügen die drei erwähnten Muskeln, um die Antennen nach allen Richtungen zu bewegen. Den Ursprung nehmen alle drei Muskeln von der Außenseite des Tentoriums.

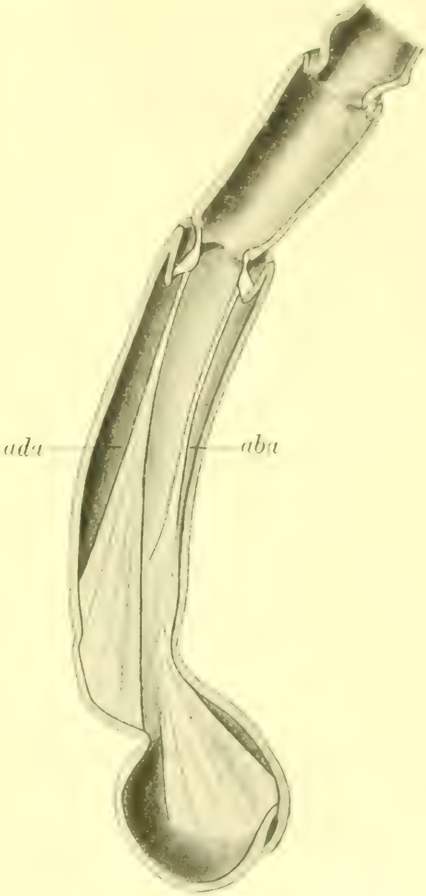


Fig. 2.

Schnitt durch den proximalen Teil der linken Antenne.

Musculus extensor antennae.

(Fig. 1 *ean.*)

(Extensor antennae, Burm.; le prétracteur de l'antenne, Str.-D.)

Er ist von kegelförmiger Gestalt und inseriert am vorderen oberen Rand des Grundgliedes der Antenne. Wenn dieser Muskel sich kontrahiert, zieht er den vorderen Rand des Grundgliedes nach dem Innern des Kopfes, und damit wird die ganze Antenne nach vorn bewegt.

Musculus flexor antennae.

(Fig. 1 *fan.*)

(Flexor antennae Burm.; le fléchisseur en arrière de l'antenne, Str.-D.)

Dieser Muskel liegt neben dem Extensor und inseriert am hinteren oberen Rand des Antennengrundgliedes. Er bewegt die Antenne nach hinten, dadurch, daß er den hinteren Teil des Antennengrundgliedes nach innen zieht.

Musculus depressor antennae.

(Fig. 1 *dan.*)

Er inseriert am vorderen unteren Rand des Antennengrundgliedes; er senkt die Antenne, indem er diesen Rand nach innen zieht. Der Depressor liegt unter den beiden besprochenen Antennenbewegern, die, wenn sie gleichzeitig wirken, seine Antagonisten sind.

(Für diesen Muskel gibt Straus-Dürkheim einen élévateur de l'antenne an und läßt die beiden andern Antennenbeweger des Maikäfers mehr am unteren Rand des Grundgliedes inserierend als Senker wirken.)

Muskeln der Antennenglieder.

Innerhalb der Antenne selbst habe ich nur im ersten proximalen Glied Muskeln nachweisen können, sowohl im Präparat unter der Lupe als auch in den zur Kontrolle angefertigten mikroskopischen Schnitten.

Im ersten Antennenglied liegen zwei Muskeln; einer an der Medianseite und der andre ihm gegenüber an der Lateralseite.

Musculus abductor articuli secundi antennae.

(Fig. 2 *aba.*)

Dieser Muskel liegt auf der Lateralseite, entspringt am proximalen Ende des ersten Antennengliedes, und zwar kommt ein starker, fächerförmiger Teil aus dem Gelenkkopf und vereinigt sich dann mit dem übrigen Muskel, der federartig gebaut ist. Er inseriert mit langer, heller Sehne auf der Lateralseite an der Gelenkhaut zwischen dem ersten und zweiten Antennenglied. Kontrahiert sich dieser Muskel, so werden die übrigen Antennenglieder lateralwärts geschlagen.

Musculus adductor articuli secundi antennae.

(Fig. 2 *ada.*)

Dieser Muskel ist seiner Lage nach schon als Antagonist des vorigen zu erkennen. Er entspringt nicht so weit am proximalen Ende wie der Abductor, sondern da, wo sich die typische Einkerbung, die den Gelenkkopf abgrenzt, im ersten Antennenglied befindet. Seine Insertion geschieht ebenfalls mit einer langen Chitinsehne genau gegenüber der des Antagonisten. Er bewegt die Antenne gegen den Kopf hin.

Die gesamten übrigen Antennenglieder haben keine selbständige Bewegung, sie werden von dem Abductor und dem Adductor wie eine Geißel bewegt, während die Bewegung der ganzen Antenne von den im Kopfe liegenden Antennenbewegern vollzogen wird.

4. Mandibelmuskulatur.

Diese Muskelgruppe ist die stärkste des ganzen Kopfes.

Musculus flexor mandibulae.

(Fig. 1, 3 *fmd.*)

(**Adducteur des mandibules, Str.-D.; Flexor mandibulae, Burm.**)

Er ist ein außerordentlich kräftiger Muskel, und erfüllt den ganzen hinteren oberen Schädelraum. Er besteht aus zwei deutlich getrennten Teilen, einem lateralen und einem schwächeren medialen, die sich in der Sehne vereinen. Der Ursprung ist die ganze hintere obere Innenfläche des Kopfes; die Insertion der starken flachen Sehne ist am medialen Hinterrande der Mandibel; diese Flexores mandibulae

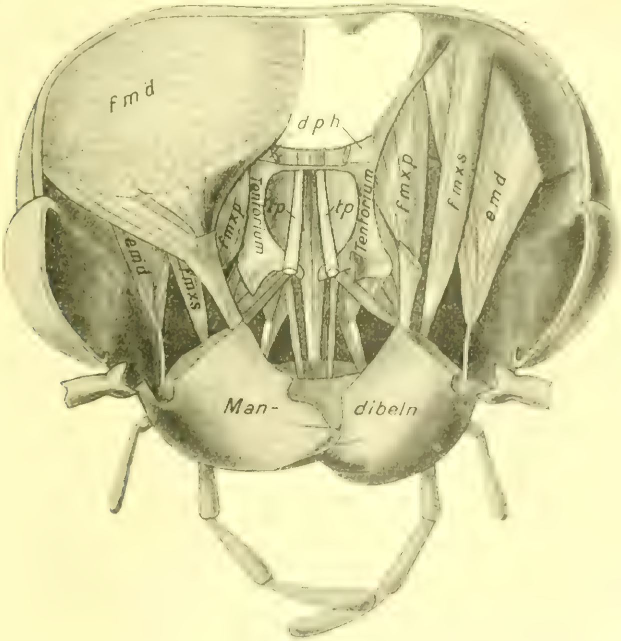


Fig. 3.

Kopf von oben geöffnet; Antennenmuskulatur und Pharynx sind entfernt, um die Mandibelmuskeln zu zeigen.

vollziehen die beißende Bewegung der Mandibeln, die auch von ganz erheblicher Stärke ist.

Musculus extensor mandibulae.

(Fig. 3 *emd.*)

(Abducteur de la mandibule, Str.-D.; Extensor mandibulae, Burm.)

Als Antagonist des vorigen öffnet er die Mandibeln und ist seiner Aufgabe gemäß bedeutend schwächer als der Flexor. An der langen dünnen Sehne sitzt der gefiederte Muskelbauch, unter dem Flexor liegend, und nimmt seinen Ursprung von dem unteren hinteren Seitenteil der Kopfkapsel. Die Sehne inseriert am lateralen Teil der Mandibelhinterfläche, lateral vom Drehungspunkt derselben.

5. Maxillenmuskulatur.

(1. Maxillen.)

Die ersten Maxillen haben die komplizierteste Muskulatur; auch hier überwiegen die Flexoren, also die Muskeln, welche die Maxillen bei der Kaubewegung einander nähern. An der Cardo inserieren zwei Muskeln; die andern inserieren am Stipes. Bei *Dytiscus* ist ein Extensor und drei Flexoren vorhanden:

Musculus extensor maxillae.

(Fig. 4 *emx.*)

(Abducteur de la mâchoire, Str.-D.; Extensor maxillae, Burm.)

Er entspringt vom hinteren Grundteil des Schädels an einer Chitinfalte nahe dem Hinterhauptsloche, und inseriert am lateralen Fortsatz der Cardo. Seine Gestalt ist die einer Spindel. Er bewegt die Maxillen nach außen.

Musculus flexor maxillae posterior.

(Fig. 4 *fmxp.*)

(Adducteur de la mâchoire, Str.-D.; Flexor maxillae, Burm.)

Dieser Muskel entspringt an der Innenfläche der Kehle in der vom Chitingerüst des Kopfskelettes gebildeten Höhle. Er ist ein starker konischer Muskel, zieht nach vorn und inseriert am medialen Fortsatz der Cardo.

Musculus flexor maxillae anterior.

(Fig. 4 *fmxa.*)

Wie der vorhergehende Muskel, so entspringt auch dieser an der Kehle mehr nach vorn und in der erwähnten Höhlung; er ist kegelförmig und von auffallender Stärke und setzt sich aus mehreren, jedoch nicht deutlich getrennten Portionen zusammen, um sich mit breiter Insertionsstelle auf der Unterseite des Stipes zu befestigen.

(Die Übereinstimmung dieses und des folgenden Muskels mit denjenigen des Maikäfers und den von BURMEISTER angegebenen ist sehr gering, da die Mundwerkzeuge ziemlich abgeändert sind.)

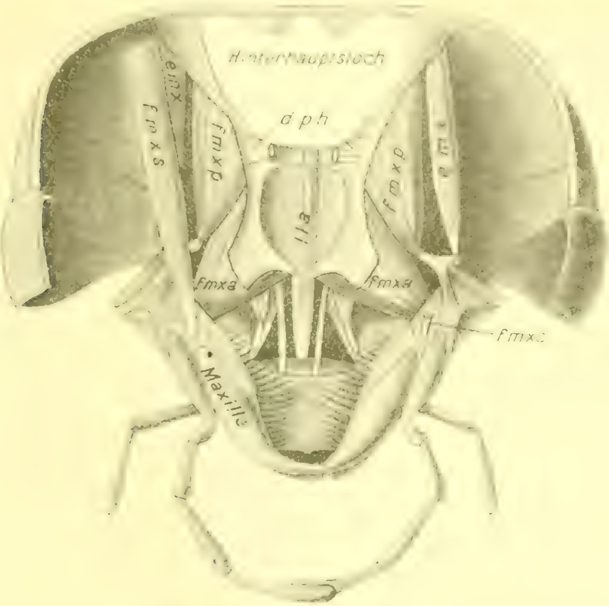


Fig. 4.

Kopf von oben präpariert. Alle Muskeln bis zu den Maxillenbewegern sind entfernt.

Musculus flexor maxillae superior.

(Fig. 4 *fmxs*.)

Er ist der längste der Maxillenmuskeln und entspringt an der Hinterfläche des Kopfes seitlich vom Hinterhauptsloche, geht ziemlich gleichmäßig dick nach vorn, über dem Extensor maxillae liegend, und inseriert auf der Dorsalseite des Stipes.

Durch die Kontraktion der drei Flexoren werden, wie erwähnt, die Maxillen einander genähert und die beißende Bewegung bewirkt.

(Vorzieher [Burm.] der Maxille [prétracteurs, Str.-D.], wie sie Straus-Dürkheim beim Maikäfer beschreibt, kommen bei *Dytiscus* nicht vor.)

Muskeln der Maxillenanhänge.

1. Muskeln des Lobus externus.

Der Lobus externus wird von zwei Muskeln bewegt, die innerhalb der Maxille, und zwar auf der Unterseite derselben, liegen.

Musculus extensor lobi externi.

(Fig. 5 *elm.*)

Dieser lange, spindelförmige Muskel inseriert mit langer Sehne an dem lateralen Gelenkrand des Lobus externus und nimmt seinen Ursprung vom proximalen Ende der Maxille, teils von der oberen Fläche derselben, teils von einer kleinen Leiste. Wenn dieser Muskel sich kontrahiert, so wird der Lobus externus nach außen bewegt.

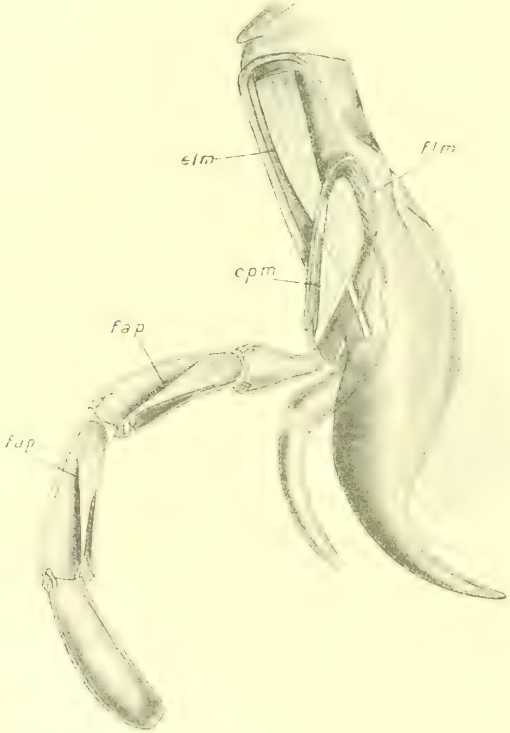


Fig. 5.
Linke Maxille von unten geöffnet.

Musculus flexor lobi externi.

(Fig. 5 *flm.*)

Dieser Muskel ist bedeutend kleiner als der vorige. Er hat eine ziemlich kräftige Sehne, an welcher der Muskel wie eine Federfahne ansitzt. Seinen Ursprung nimmt er vom proximalen Grunde einer auf der Unterseite der Maxille liegenden Tasche. Die Sehne inseriert ebenfalls am Gelenkrand des Lobus, und zwar als Antagonist des Extensors an der medialen Seite. Der Flexor bewegt also den Lobus nach der Medianebene hin.

2. Muskeln des Palpus maxillaris.

Musculus extensor palpi maxillaris.

(Fig. 5 *epm.*)

Es ist nur ein Muskel vorhanden, welcher die Bewegung des Maxillentasters bewirkt, und zwar stellt er einen starken fächerförmigen Muskel dar, der in der schon erwähnten Maxillentasche liegt, mit ihrer Wandfläche verwachsen ist und schräg über den Extensor lobi externi hinwegziehend mit sehr kurzer Sehne am lateralen Außenrand des basalen Palpengliedes inseriert. Er muß also den Taster nach außen bewegen. Ein eigentlicher Antagonist fehlt ihm, wie wir es auch bei den Bewegern der Extremitätenglieder z. B. sehen werden. Es kehrt vielmehr der Fühler in die Ruhelage zurück durch ein elastisches chitinöses Gelenkband, das grade gegenüber der Insertionsstelle des Muskels am medialen Rande des Tastergrundgliedes ansitzt.

3. Muskeln der Palpenglieder.

Hier fand ich eine recht eigenartige und von früheren Beschreibungen abweichende Verteilung der Muskeln. Im Grundglied des Maxillentasters liegen keine Muskeln, es übermittelt lediglich die Wirkung des Extensor palpi auf den übrigen Taster. Ebenso liegt, was natürlich ist, im vierten distalen Glied kein Muskel, dagegen im zweiten und dritten Gliede je ein Flexor.

Musculus flexor articuli palpi maxillaris.

(Fig. 5 *fap.*)

Diese Muskeln liegen auf der medialen Innenseite des Palpengliedes, mit dessen Wandfläche sie verwachsen sind, und inserieren auf der Medialseite an der Gelenkhaut, welche die Verbindung mit dem folgenden Palpenglied herstellt. Wenn sie sich kontrahieren so wird naturgemäß das folgende Palpenglied medialwärts bewegt. In die Ruhelage kehren die Palpenglieder nicht durch Muskelarbeit zurück, sondern ähnlich, wie wir vom ganzen Taster soeben kennen lernten, durch die Spannkraft der Gelenkhaut, welche gerade gegenüber der Insertionsstelle des Flexors beträchtlich verstärkt ist.

6. Unterlippenmuskulatur.

(2. Maxillen.)

Auch die Unterlippenmuskulatur besteht aus mehreren Muskeln:

Musculus levator labii.

(Fig. 6 *lla.*)

(Die Unterlippe ist bei *Dytiscus* im Vergleich zu andern Käfern sehr stark modifiziert, dementsprechend verhalten sich auch die zugehörigen Muskeln; die Namen sind denen STRAUS-DÜRKHEIMS nachgebildet, sollen aber durchaus keine Beziehungen zu denen der Maikäfermuskeln aussprechen.)

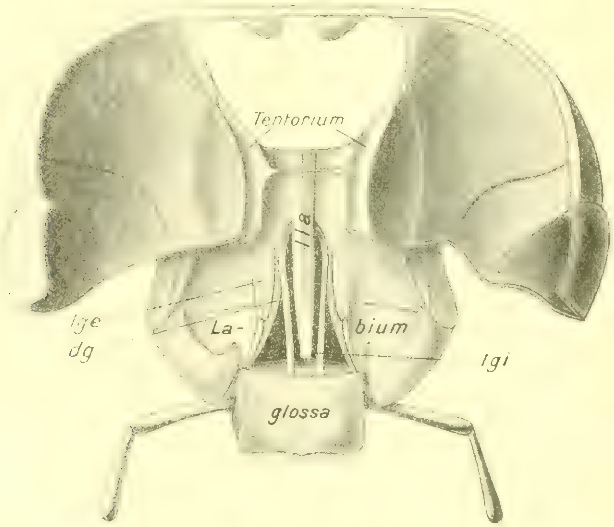


Fig. 6.

Kopf von oben geöffnet. Unterste Lage der Muskeln im Kopf: Beweger der Unterlippe.

Musculus levator labii ist ein langer cylindrischer Muskel, an dem man deutlich sieht, daß er — entsprechend der Entwicklung der Unterlippe — aus zwei Teilen besteht, die am Insertionsende verwachsen sind. Er nimmt seinen Ursprung am unteren Rand des Hinterhauptsloches, liegt der Kehle dicht an und inseriert vor dem Gelenk der Zunge. Wenn er sich zusammenzieht, wird die ganze Unterlippe gehoben.

Musculus levator glossae internus.

(Fig. 6 *lgi.*)

Er ist ein dünner Muskel, der an der Mitte der Innenfläche der Kehle entspringt, unter dem Levator labii, und auf der Innenseite der Dorsalwand der Glossa inseriert; er hebt dieselbe.

Musculus levator glossae externus.

(Fig. 6 *lge.*)

Mit breiter Fläche entspringt er vom Grundglied der Unterlippe und hat die Gestalt eines Dreiecks; er inseriert an einem von der dorsalen Seite der Glossa kommenden Chitinfortsatz. Seine Wirkung ist die gleiche wie die des vorhergehenden.

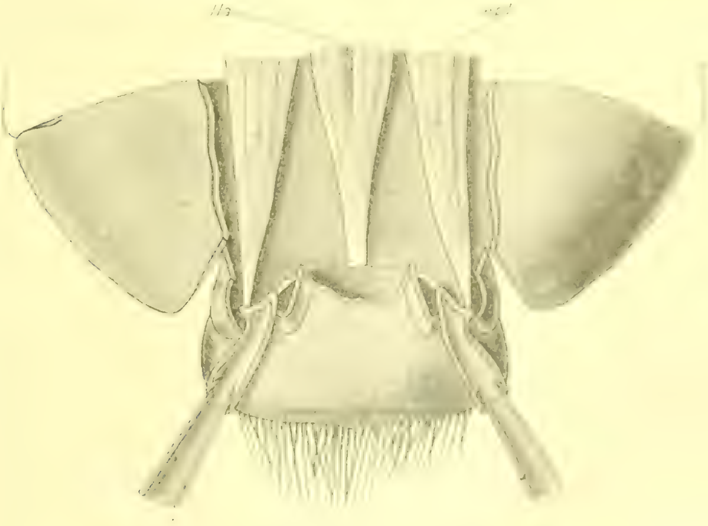


Fig. 7.

Unterlippe von oben geöffnet, um die Palpenbeweger zu zeigen.

Musculus depressor glossae.

(Fig. 6 *dg.*)

Er entspringt ganz in der Nähe des Levator internus unter dem Levator labii. Er läuft nach außen unter dem Levator glossae externus und inseriert als Antagonist der beiden Levatoren an der Seiten der Unterfläche der Glossa.

Muskeln des Unterlippentasters.

Ähnlich wie beim Maxillartaster findet sich auch hier nur ein einziger Muskel zur Bewegung des Unterlippentasters; in die Ruhelage kehrt er durch ein elastisches Band zurück

Musculus extensor palpi maxillaris.

(Fig. 7 *epl.*)

Der lange spindelförmige Muskel entspringt so wie der Musculus depressor glossae *dg* auf der Innenfläche der Kehle und liegt zum größten Teil unter diesem. Er inseriert am proximalen Ende des Palpengrundgliedes auf der Lateralseite und bewegt so den Taster nach außen. Die Gegenbewegung erfolgt, wie schon erwähnt, ähnlich wie bei den Antennengliedern, durch die Elastizität des medialen Gelenkhäutchens.

Innerhalb der Palpenglieder finden sich keine Muskeln; der Taster wird nur als Ganzes bewegt.

b. Beweger des ganzen Kopfes.

Der Kopf hat die freieste Bewegung aller Regionen des Körperstammes und dafür eine dementsprechend entwickelte Muskulatur, die in Heber, Senker und Dreher zerfällt.

Alle diese Muskeln inserieren in der Nähe des Hinterhauptsloches; ihren Ursprung haben sie im Prothorax und an der Vorderwand des Mesothorax. Die Senker sind die stärksten Muskeln.

Musculus rotator capitis superior.

(Fig. 11 *rts.*)

(Élévateur de la tête, Str.-D.; Levator capitis ext. Burm.; Elevator capitis externus Luks.)

Er ist ein flacher dreieckiger Muskel und entspringt dicht neben dem entsprechenden der andern Körperhälfte, nahe der Mittellinie des Pronotums, zieht nach unten und außen und inseriert am seitlichen Teil des oberen Randes des Hinterhauptsloches. Vermöge ihres Verlaufes wirken diese Muskeln einzeln als Dreher des Kopfes; so dreht der Rotator capitis dexter den Kopf nach links, der Rotator capitis sinister nach rechts. Wirken beide gleichzeitig, so heben sie den gesenkten Kopf wieder hoch. (Entsprechend der Drehwirkung wurde der Name abgeändert.)

Musculus rotator capitis inferior.

(Fig. 8 *rti.*)

Dieser Rotator ist sehr schwach. Er entspringt am äußeren Rand der vorderen Sternalapophyse, läuft nach vorn, nach innen und unten

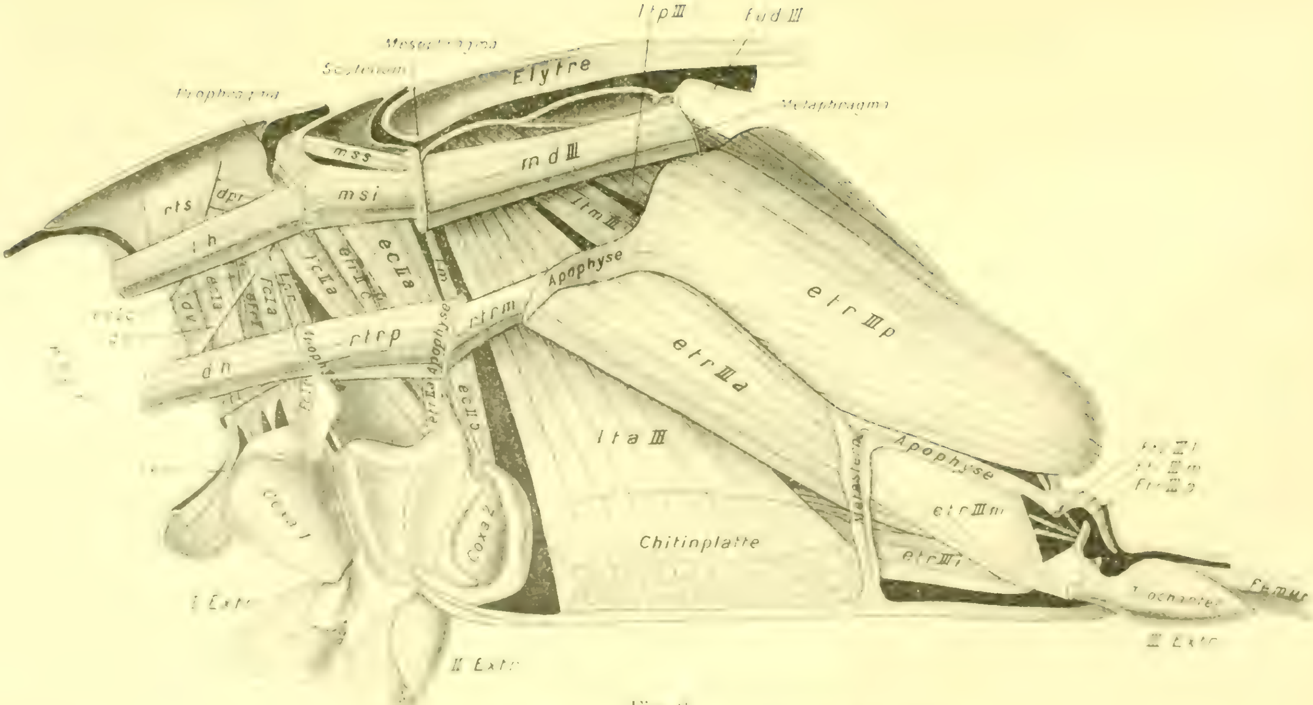

ltp III
fud III
Mesophragma
Scutellum
Prophragma
Elytre
Metaphragma
mss
md III
rts
dpr
msi
ltm III
h
ec II a
etr II c
fc II a
Lpr
fc I a
dv
ec I a
Apophyse
rtrm
rtrp
dn
Apophyse
ec II a
etr III p
etr III a
lta III
Apophyse
Metasterna
etr III m
etr III i
Chitinplatte
Coxa 1
Coxa 2
I Extr
II Extr
III Extr
Trochanter
Femur

Fig. 8.

Medianer Längsschnitt durch den Thorax, innerste Lage der Muskeln.

und inseriert am unteren Teil des Randes des Hinterhauptsloches; er dreht den Kopf nach außen.

(Den Musculus rotator capitis inferior gibt Luks nicht an; sollte der von ihm mit Rotator capitis bezeichnete Muskel identisch sein, so wäre der Ursprung falsch. Entspricht er dagegen dem von mir mit Levator capitis verticalis [*l v*] bezeichneten Muskel, so ist die Insertion falsch. Nach der Luksschen Zeichnung hat man keinen genauen Anhaltspunkt für die Insertion des von ihm mit Rotator capitis bezeichneten Muskels.)

Musculus levator capitis horizontalis.

(Fig. 8 *lh.*)

(Élévateur de la tête Str.-D.; Elevator capitis internus Burm. und Luks.)
(Musc. pronoti Voss.)

Die beiden Levatores capitis horizontales laufen wagerecht nebeneinander her, unmittelbar über dem Darm, zwischen den beiden Rotatores capitis superiores. Sie sind von ungefähr cylindrischer Gestalt, verjüngen sich etwas nach vorn. Ihren Ursprung nehmen sie von der Vorderseite des Prophragmas, durchziehen den ganzen Prothorax und befestigen sich an einer verbreiterten Stelle des umgeschlagenen Randes des Hinterhauptsloches. Sie heben den Kopf.

(Nach Luks soll dieser Muskel bei *Dytiscus* sich mit dem Rotator capitis superior [*rts*] [Elevator capitis externus Luks-Burm.] vor der Insertion verbinden; eine solche Vereinigung ist nicht vorhanden, wie man das deutlich bei Wegnahme eines der beiden Muskeln erkennt; man sieht dann die unverletzte, gesonderte Ansatzstelle des andern.)

Musculus levator capitis verticalis.

(Fig. 12 *lv.*)

(Élévateur de la tête Str.-D.)

Dieser Muskel entspringt an der Kehlschiene, legt sich — genau entsprechend dem Depressor capitis verticalis — dem Hinterkopfe dicht an und inseriert am oberen Rand des Hinterhauptsloches, in der Nähe der Insertionsstelle des Levator capitis horizontalis. Er ist der direkte Antagonist des Depressor capitis verticalis.

Musculus depressor capitis verticalis.

(Fig. 11 *dv.*)

(Elevator jugularis Luks.)

Er entspringt am vorderen Teil des Pronotums nach außen neben dem Rotator capitis superior, läuft dicht an der Hinterfläche des Kopfes senkrecht nach unten und ist am unteren Rande des Hinterhauptsloches befestigt. Wenn er sich kontrahiert, hebt er den unteren Teil des Hinterkopfes hoch und senkt somit den ganzen Kopf.

Musculus depressor capitis obliquus.

(Fig. 8 *do*.)

(L'élévateur oblique de la jugulaire Str.-D.; Elevator jugularis Luks.)

Der Depressor capitis verticalis wird durch diesen Muskel unterstützt. Er ist außerordentlich dünn und zart und entspringt am Prophragma nach außen zu neben dem Levator capitis horizontalis und verläuft schräg nach unten und vorn, und inseriert in der Nähe des unteren Randes des Hinterhauptsloches, etwas über dem Depressor verticalis.

(Diesen und den vorhergehenden Muskel läßt Luks vor der Insertion miteinander verwachsen; in Wirklichkeit liegen beide Insertionen ziemlich weit voneinander entfernt; der Depressor obliquus inseriert über dem Depressor verticalis.)

Musculus depressor capitis horizontalis.

(Fig. 8 *dh*.)

(Retracteur de la jugulaire Str.-D.; Retractor jugularis Luks (Burm.); Musc. prosterni Voss.)

Dieser Muskel ist stark entwickelt; er entspringt von der vorderen Sternalapophyse, geht horizontal durch den Prothorax und inseriert am unteren Rand des Hinterhauptsloches, wo er sich an einer breiten, weit eingeschlagenen Falte befestigt. Die beiden Depressores capitis horizontales liegen dicht nebeneinander und unmittelbar unter dem Darm, entsprechend wie die Levatores horizontales über denselben liegen. Durch ihre Kontraktion wird der Kopf gesenkt; wirken sie mit den Levatores capitis horizontales gleichzeitig, so ziehen sie den Kopf in die Höhlung des Prothorax zurück.

(Luks spricht von Muskeln, die nur mittelbar auf die Bewegung des Kopfes wirken; ferner sagt er, daß die eigentlichen Depressores capitis und ein Rotator capitis ihren Ursprung auf der vorderen Kehlschiene nehmen und deswegen nicht mehr zu den Prothoraxmuskeln gehören. Ich konnte keinen einzigen indirekt wirkenden Muskel zur Bewegung des Kopfes konstatieren. Alle nehmen ihren Ursprung im Prothorax, und alle bewegen den Kopf unmittelbar. Die Bezeichnung »Microthorax« habe ich nicht benutzt.)

B. Thorax.

I. Fügelmuskulatur.

a. Muskulatur der Elytren.

1. Indirekte Muskeln.

Die Bewegung der Elytren erfolgt nicht nur durch Muskelwirkung; zum Teil geschieht sie rein mechanisch durch das elastische komplizierte Gelenk, nachdem die Muskeln den Anstoß zu der Bewegung gegeben haben. Man kann das am toten Käfer beobachten, wenn man, bei vorhergehender Lockerung der Elytren, auf den vorderen Teil des Scutellums drückt, worauf man die Elytren bis zur Stellung emporschnellen sieht, die sie beim Flug einnehmen; um diese Stellung zu behaupten, ist nur geringe Muskelarbeit nötig.

Musculus mesonoti superior et inferior.

(Fig. 8 *msi*, *mss.*)

(Retracteur de l'écusson STR.-D.; Musc. mesonoti LUKS, nach BURM.; Muscle de l'élytre dorsal AMANS; musc. mesonoti VOSS.)

Sie sind an der Rückendecke übereinander zwischen Pro- und Mesophragma ausgespannt. Sie entsprechen dem Musculus metathoracis medianus und berühren sich wie diese und im Prothorax die Levatores capitis horizontales in der Mittellinie des Körpers. Bei ihrer Kontraktion bewirken sie eine Hebung der Scutellumspitze und öffnen so das Schloß, welches Scutellum und vorderer Rand der Elytren bilden; erst nach der Lösung dieses Schlosses ist eine Bewegung der Elytren möglich.

(LUKS gibt an Stelle dieser beiden Muskeln nur einen an, den er als Musculus mesonoti bezeichnet; seine Wirkung als Beweger des Mesothorax kommt kaum in Betracht, seine Hauptaufgabe ist, genau wie die des ihm entsprechenden Muskel im Metathorax, sich beim Flug indirekt zu beteiligen.)

Musculus levator elytrae und Musculus depressor elytrae.

(Fig. 14 *le*, *de.*)

(L'adducteur, fléchisseur de l'élytre STR.-D.? Muscle du tampon AMANS?; Musc. lateralis mesothoracis VOSS.)

Diese Muskeln sind sehr klein. Beide nehmen ihren Ursprung von einem gemeinschaftlichen Chitinfortsatz und stehen im rechten Winkel zueinander. Der Levator inseriert an der Vorderseite des Mesonotums und zieht bei seiner Kontraktion diesen Teil herunter und löst somit das Emporschnellen der Elytren aus. Den Depressor elytrae erkennt man schon aus seiner Lage als Antagonisten des Levator; er bewirkt das Herunterklappen der Flügeldecken und erhöht die Festigkeit des erwähnten Verschlusses zwischen Scutellum und Elytre.

(Luks gibt an dieser Stelle einen Musculus rotator alae an, was jedoch meine Untersuchungen nicht bestätigen; dieser Muskel scheint dem von mir mit Depressor elytrae (*de*) zu entsprechen; er bringt keine Drehung der Flügeldecke hervor, denn diese Drehung erfolgt durch den Bau des Gelenkes. Luks spricht ferner von einem Flexor alae, der neben dem von ihm mit Rotator alae bezeichneten Muskel inserieren soll; da er diesen Muskel in der Zeichnung nicht angibt, ist ein Vergleich nicht möglich. Der von Luks als Depressor prophragmatis bezeichnete Muskel ist von mir Levator elytrae (*le*) genannt worden, entsprechend seiner oben beschriebenen Wirkung.)

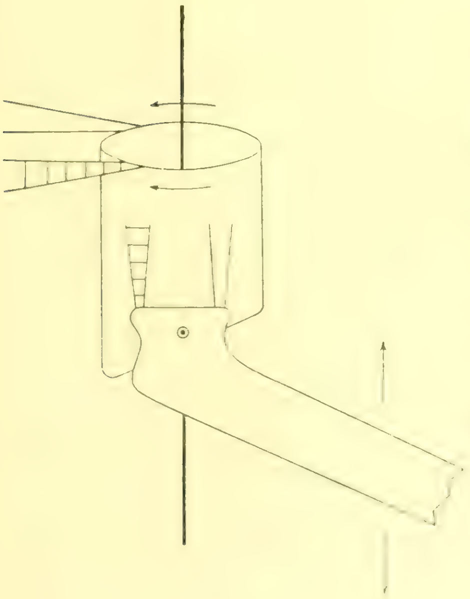


Fig. 9.

Schema zur Coxa- und Femurbewegung.

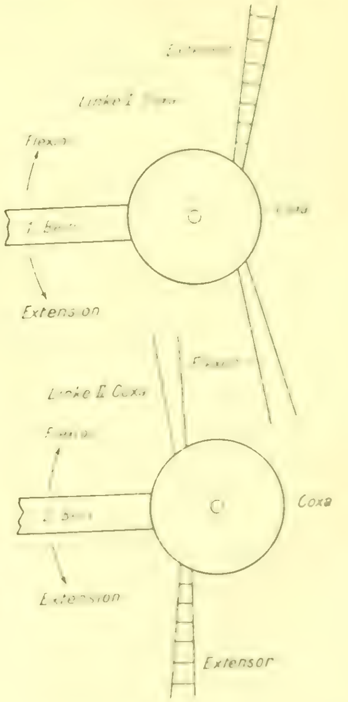

Extensor
Linke I. Coxa
Flexion
I. Bein
Coxa
Extension
Flexor
Linke II. Coxa
Flexion
II. Bein
Coxa
Extension
Extensor

Fig. 10.

[illegible]

Musculus flexor coxae mesothoracis *a.*

(Fig. 12, 16 *fcIIa.*)

(L'extenseur de l'élytre STR.-D.; Extensor alae mesothoracis LUKS nach BURM.; préaxillaire AMANS.)

Er wirkt bei fixierter Coxa als indirekter Flugmuskel; bei seiner Kontraktion zieht er den vorderen Teil des Mesonotums herab und bewirkt so das Emporschnellen der Flügeldecken. Er geht von der Vorderfläche des Mesonotums zum vorderen Coxarand des Mittelbeines; Näheres siehe unter Bewegungsmuskeln der Coxa im Mesothorax.

2. Direkte Muskeln.

Musculus extensor coxae mesothoracis *d.*

(Fig. 14, 16 *ecIId.*)

Dieser Muskel ist der einzige direkt auf die Elytre wirkende; die Verbindung mit der Elytre geschieht durch eine an seinem dorsalen Ende sitzende Sehnenhaube, die an einem Gelenkfortsatz der Elytre befestigt ist. Er nimmt seinen Ursprung vom lateralen hinteren Rand der Coxa des Mesothorax. Seine Aufgabe besteht darin, die Flügeldecken zu heben und während des Fluges in ihrer aufrechten Stellung zu erhalten.

(Dieser sehr wichtige Muskel ist bei LUKS nicht angegeben; bei STRAUS-DÜRKHEIM findet sich kein entsprechender; auch im Bau der Flügelmuskeln zeigen sich Abweichungen zwischen Maikäfer und *Dytiscus.*)

b. Muskulatur der Hinterflügel.

Hier finden wir wieder zwei Arten von Muskeln: indirekte, d. h. solche, die mittelbar auf die Flügelbewegung einen Einfluß haben und direkte, die sich unmittelbar mit den Flügeln verbinden. Alle sind durch eine gelbliche Färbung ausgezeichnet. Die indirekten Flugmuskeln wirken auf die dem Flügelgelenk benachbarten Chitinteile und man kann am toten Käfer ihre Wirkung nachahmen durch einen Druck auf den Rücken; dieser bewirkt sofort das Aufschnellen der Flügel; ein seitlicher Druck wirkt dem entgegen.

1. Indirekte Muskeln.

Musculus metathoracis medianus.

(Fig. 8, 18 *mdIII.*)

(L'abaisseur de l'aile STR.-D.; Musc. metanoti BURM. und LUKS; Muscle de l'aile postérieure dorsal AMANS; Musc. metanoti VOSS.)

Er besteht aus parallel laufenden Fasern, und ist zwischen Meso- und Metaphragma ausgespannt, dicht über dem Darm. (Auf die entsprechenden Verhältnisse bei dem Musculus mesonoti superior et inferior wurde schon hingewiesen). Die beiden Musculi metathoracis mediani liegen dicht nebeneinander in der Mittellinie der Rückendecke. Sie wirken durch Emporwölbung der Rückendecke als Flügelsenker.

Musculus lateralis metathoracis posterior.

(Fig. 12, 18 *ltpIII.*)

(Le prétracteur de l'aile Str.-D.; Musc. lateralis metanoti Burm. und Luks.)

Dieser Muskel liegt am hinteren Drittel des vorhergehenden und schneidet ihn unter einem Winkel von beinahe 45°. Er ist bedeutend stärker als der vorige. Breit und flach entspringt er vom Metaphragma und steigt, sich konisch verjüngend, zur Rückendecke mit schräger Richtung empor. Hier wird die Verbindung durch nach innen vorspringende Leisten verstärkt. Er ist leicht als Antagonist des Musculus metathoracis medianus zu erkennen; denn er muß die von ersterem gewölbte Rückendecke durch seine Kontraktion abflachen und so ein Heben des Flügels bewirken (Burmeister schreibt ihm nur die Aufgabe zu, »den Zusammenhang der Rückenplatten noch mehr zu befestigen«).

Musculus lateralis metathoracis anterior.

(Fig. 11 *ltaIII.*)

(L'élévateur de l'aile Str.-D.; Musc. lateralis metathoracis Burm. und Luks; Muscles sternali-dorsaux Amans; Musc. dorso-ventralis metathoracis Voss.)

Der Musculus lateralis metathoracis anterior ist der stärkste des ganzen Käferleibes. Er steht beinahe senkrecht zum Musculus metathoracis medianus und ist also dessen Antagonist. Beim Zusammenziehen flacht er die Rückendecke sehr stark ab und wirkt so in hervorragender Weise als Flügelheber. Er nimmt seinen Ursprung von dem Sternum, der Mittellamelle, die von diesem entspringt und von der Vorderseite der vorderen Coxalfalte des dritten Beines und zieht schräg nach vorn und oben, um an der Rückendecke zu inserieren.

(Burmeister sieht die Hauptaufgabe dieses Muskels, neben der die Befestigung zwischen Brustbein und Rückendecke zu erhöhen, darin, die Ausatmung durch Kontraktion zu bewirken. Straus-Dürkheim gibt diesen Muskel beim Maikäfer als aus zwei deutlich getrennten Teilen bestehend an; bei *Dytiscus* ist er einheitlich.)

Musculus lateralis metathoracis medius.

(Fig. 12 *ltmIII.*)

(Muscles sternali-dorsaux Amans; Musc. dorso-ventralis metathoracis Voss.)

Dieser Muskel ist noch mehr als der vorhergehende Musculus lateralis posterior als Antagonist des Musculus metathoracis medianus

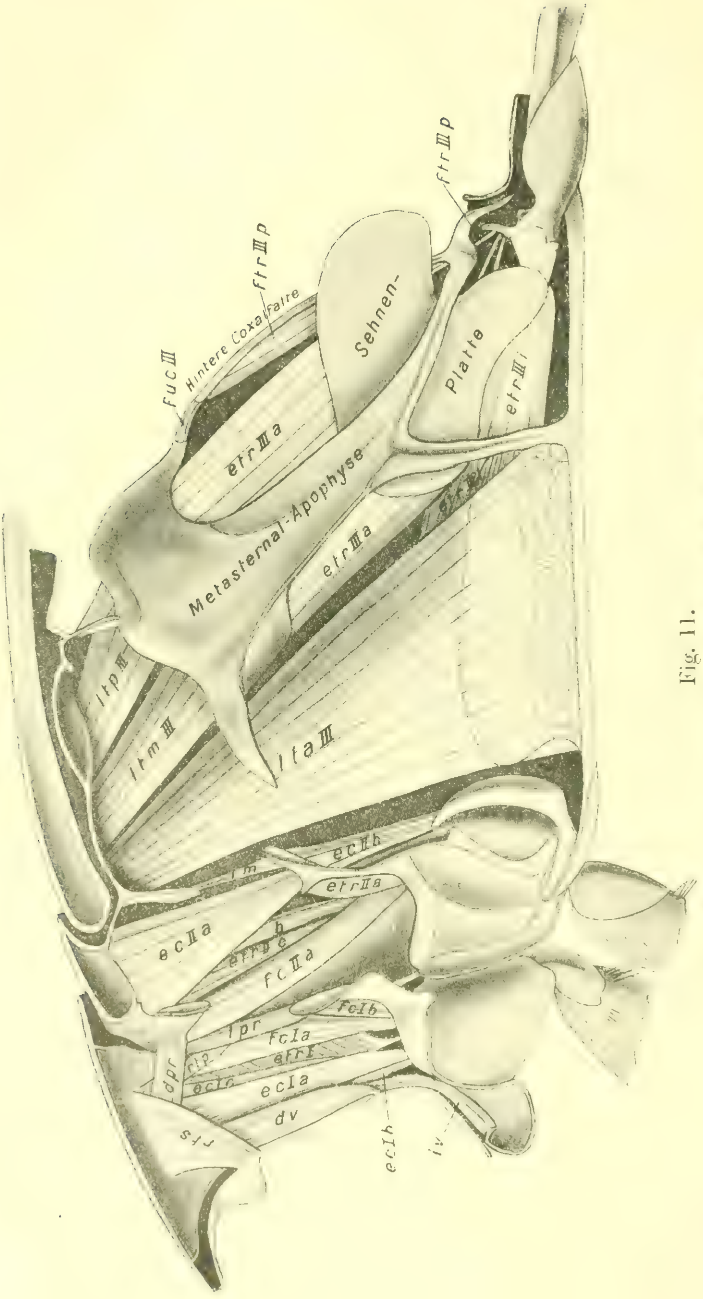

fucIII
Hintere Coxalfalte
ftrIIIp
ftrIIIp
Sehnen-
Platte
etrIIIi
etrIIIa
Metasternal-Apophyse
etrIIIa
etrIII
ltpIII
ltmIII
ltaIII
ecIIb
lm
etrIIa
ecIIa
b
etrIIc
fcIIa
fcIb
lpr
fcIa
rlp
etrI
dpr
ecIc
ecIa
dv
rts
ecIb
iv

Fig. 11.
Längsschnitt durch den Thorax; die innerste Muskellage ist wegpräpariert.

anzusehen. Er inseriert an der Rückendecke zwischen dem Musculus lateralis posterior und dem Musculus lateralis anterior, läuft hinter dem ersten nach unten und hinten und nimmt seinen Ursprung von der Vorderseite der hinteren Coxalfalte. Er senkt also ganz besonders die Rückendecke und trägt so wesentlich mit zum Heben der Flügel bei.

(Den von mir mit Musculus lateralis metathoracis [*ltm III*] bezeichneten Muskel bezeichnet Luks als Flexor coxae metathoracis, weil er ihn für einen dem zweiten Flexor coxae beim Maikäfer entsprechenden Muskel hält; es ist durchaus richtig diesen Muskel, genau so wie den von Luks Extensor coxae metathoracis [hier *cd III*] genannten Muskel als Coxabeweger aufzufassen. Aber der Musculus lateralis metathoracis medius kann kein Flexor gewesen sein: denn beim Maikäfer inserieren die Flexoren des dritten Beinpaares am vorderen Rand der Coxa, und der Musculus lateralis metathoracis medius inseriert, wie wir sahen, an der hinteren Coxalfalte; er hätte ihn also als Extensor bezeichnen müssen. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde dieser Muskel hier mit einem neuen Namen belegt.)

Musculus coxo-dorsalis metathoracis.

(Fig. 13, 18, 19 *cdIII.*)

(Extensor coxae metathoracis Luks.)

Er hat, wie schon erwähnt, durch die Fixierung der Coxa ebenfalls seine Eigenschaft als Beweger derselben verloren und wirkt lediglich als Flugmuskel. Er entspringt von dem spitzen Fortsatz der hinteren Coxalfalte mit starker Sehne und zieht, sich kegelförmig verbreiternd, nach vorn und oben dicht neben dem Extensor alae magnus zu einer kleinen Chitinfalte in unmittelbarer Nähe des Flügelgelenkes, um auch als Heber zu wirken.

2. Direkte Muskeln.

Weit geringer an Zahl und Stärke im Vergleich zu den indirekten sind die direkten Flugmuskeln.

Musculus extensor alae anterior.

(Fig. 12, 17 *eaa.*)

(Extenseur antérieur de l'aile Str.-D.; Extensor alae magnus Burm. u. Luks.)

Dieser aus zwei Teilen bestehende Muskel entspringt vom Sternum nahe der Mittellinie und der Vorderfläche der vorderen Coxalfalte. Er steigt schräg nach oben und außen und trägt am Ende eine charakteristische napfförmige Chitinsehne, die, das Ende des Muskels wie eine Mütze bedeckend, direkt mit der ersten Flügelrippe verbunden ist. Durch seine Kontraktion wird das Ende der Flügelrippe nach unten und hinten gezogen, und hierdurch wird der durch den Bau des Gelenkes bedingte komplizierte Flügelschlag nach vorn und oben bewirkt.

Musculus extensor alae posterior.

(Fig. 13, 19 *eap.*)

(Extenseur postérieur de l'aile Str.-D.; Extensor alae parvus Burm. u. Luks.)

Er entspringt in der Höhlung der hinteren Coxalfalte und zieht beinahe horizontal nach vorn, der Körperwand dicht anliegend. Auch er inseriert mit einer ebensolchen bezeichnenden napfförmigen Sehne, und zwar an der hinteren Flügelrippe. Seine Wirkung ist die gleiche wie die des vorhergehenden.

(Beim Maikäfer ist er viel schwächer als der vorhergehende; daher die Bezeichnung Burmeisters magnus und parvus, die auch Luks übernommen hat. Da die Verhältnisse hier bei *Dytiscus* gerade umgekehrt sind, habe ich von einer Beibehaltung der alten Namen abgesehen.)

Musculus relaxator extensoris.

(Fig. 12, 17 *re.*)

(Relaxator extensoris Burm. u. Luks.)

Dieser sehr kleine Muskel inseriert an der napfförmigen Sehne des Extensor alae anterior und entspringt an den Chitinplatten am Flügelgrunde. Er bewirkt die Zusammenfaltung der Flügel, indem er die Wirkung des Extensor, wenn dieser ruht, gänzlich ausschaltet.

Musculus relaxator alae.

(Fig. 17, 18 *ra.*)

(Relaxateur de l'aile Str.-D.; Relaxator alae metathoracis Luks.)

Er ist ebenfalls ein sehr kleiner Muskel; er inseriert an einem Chitinfortsatz am Flügelgelenk und nimmt seinen höchst eigenartigen Ursprung in einem bischofsmützenförmigen Chitinbecher, der durch ein Chitinband beweglich mit einem Fortsatz an der Vorderwand des Metathorax (Mesophragma) verbunden ist. Er hat eine entsprechende Wirkung wie der Relaxator extensoris.

Musculi flexores alae.

(Fig. 14 *fa.*)

(Fléchisseur de l'aile Str.-D.; Flexor alae Burm. u. Luks.)

Diese Muskelgruppe ist außerordentlich klein im Vergleich zu den Extensoren. Der größere der beiden Flexoren nimmt seinen Ursprung von einer kleinen Leiste der Pleura, liegt dieser dicht an und inseriert mit langer, am Ende verbreiterter Sehne an den Chitinplatten des Flügelgrundes. Seine Sehne zieht zwischen den beiden Sehnenhauben der Extensoren hindurch. Der andre Muskel ist bedeutend kleiner und liegt kopfwärts von dem ersteren; die Sehnen beider vereinigen sich an der Insertionsstelle. Sie ziehen den ausgespannten Flügel herunter.

(Beim Maikäter soll er sich aus drei Bäuchen zusammensetzen; Luks fand bei *Dytiscus* nur einen.)

II. Extremitätenmuskulatur.

a. Muskeln vom Thorax zur Extremität.

Die Bewegung des Beines im ganzen in bezug auf den Thorax erfolgt im Coxagelenk. Dieses Gelenk ist bei beiden vorderen Beinpaaren im Prinzip gleich; beim Hinterbein zeigt sich eine wesentliche Abänderung: die Hinterbeine stehen bei *Dytiscus* ganz besonders im Dienst der Schwimmbewegung; hier ist eine freie Bewegung nicht am Platz; sondern die Bewegung erfolgt wie die eines Ruders in ganz begrenzter Weise, in ungefähr horizontaler Richtung. Da bei *Dytiscus* die Coxa des dritten Beinpaares vollständig mit dem Sternum verwachsen und dadurch unbeweglich geworden ist, so muß die Bewegung des ganzen Beines in bezug auf den Körper im Trochantergelenk erfolgen, und dieses Gelenk ist so gebaut, daß es ein Auf- und Niederbewegen des Beines nicht gestattet, sondern nur eine Bewegung in ungefähr horizontaler Richtung. Und diese Bewegung ist für das Schwimmen natürlich die zweckentsprechendste; so wird das Hinterbein nach hinten gegen das Wasser wie ein Ruder bewegt. Gegen das Wasser drückt das abgeplattete Bein mit der Fläche; wird es wieder angezogen, so erfolgt im Trochanter-Femurgelenk eine leichte Drehung des Beines um seine Längsachse, und das Wasser wird mit der Kante durchschnitten, außerdem klappt das Bein bei letzterer Bewegung in seinen Gelenken zusammen und vermindert so den Widerstand noch mehr. Umgekehrt erfolgt der Schwimmstoß des Beines gegen das Wasser unter vollständiger geradliniger Streckung des Beines.

Die Bewegung der beiden vorderen Beinpaare erfolgt um die Längsachsen der Coxen: Man kann sich die Coxen als Cylinder vorstellen, die transversal im Körper liegen und nur um ihre Längsachse drehbar sind; durch sie wird also die Bewegung des ganzen Beines von vorn außen nach hinten innen bedingt. Die Bewegung des Beines von oben nach unten erfolgt zwischen Coxa und Trochanter; die Achse dieses Gelenkes steht ungefähr senkrecht zur vorhergehenden und etwa parallel zur Sagittalebene. (Siehe Fig. 9.)

Die horizontale Bewegung der beiden vorderen Beine ist sehr ausgedehnt: sie ist beinahe 180°, d. h. die Beine können sowohl kopf- als auch analwärts beinahe bis zur Mittellinie aneinander gelegt werden.

Die Muskeln, welche also diese letztere Bewegung der Beine vollziehen, müssen an der Coxa angreifen; dagegen gehen die Muskeln, welche im Coxa-Trochantergelenk das Bein von oben nach unten bewegen, zu dem Trochanter.

Merkwürdigerweise greifen die Muskeln für entsprechende Bewegung der Coxen nicht an entsprechenden Stellen der Coxen an; sondern beim Vorderbein inserieren die Muskeln, die die Extension — Extensionsbewegung nach hinten (beim dritten Bein entspricht die Schwimmbewegung) im Gegensatz zur Flexionsbewegung nach vorn — bewirken, an der Vorderseite der Coxa, die Flexoren an der Hinterseite der Coxa; beim zweiten Beinpaar ist die Muskelanordnung gerade umgekehrt.

Diese verschiedene Wirkung gleichgelagerter Muskeln wird durch die Insertion an der Coxa bedingt, ob sie am lateralen oder medialen Teil stattfindet. (Siehe Fig. 10.)

(Diese Verhältnisse sind nicht nur bei *Dytiscus* vorhanden; Straus-Dürkheim und Burmeister haben schon darauf hingewiesen. Daß die eigentlich schlechten Bezeichnungen Extension und Flexion für die Beinbewegungen beibehalten wurden, geschah deshalb, weil es sehr schwer ist, einen passenden kurzen und bezeichnenden Ausdruck zu finden und um möglichst die Einfachheit der Bezeichnungen zu wahren. Deshalb habe ich die Bezeichnungen von Voss nicht angenommen, sondern sie, um Vergleiche zu erleichtern, zu meinen Bezeichnungen hinzugesetzt.)

1. Vorderbein.

(Musculi pedales prothoracis Voss.)

Musculi extensores coxae prothoracis (I).

(Fig. 11, 12 *ecIa, b, c.*)

(Extenseur de la hanche Str.-D.; Extensor coxae Burm. und Luks; Musc. depressor = flexor coxae prothoracis Voss.)

Es sind drei Muskelbündel, die sich in ihrer Wirkung vereinen. Das stärkste liegt zu innerst und nimmt seinen Ursprung von der Rückendecke und zieht sich verjüngend nach unten zum vorderen medialen Coxalrand, wo die Insertion durch eine dünne farblose Chitinsehne stattfindet. Diesen Muskel bezeichnen wir als Extensor coxae prothoracis (*I*) *a*[*ecIa*]. Lateral von ihm liegen die beiden andern Extensoren; sie entspringen in entsprechender Weise wie *a*, nur etwas

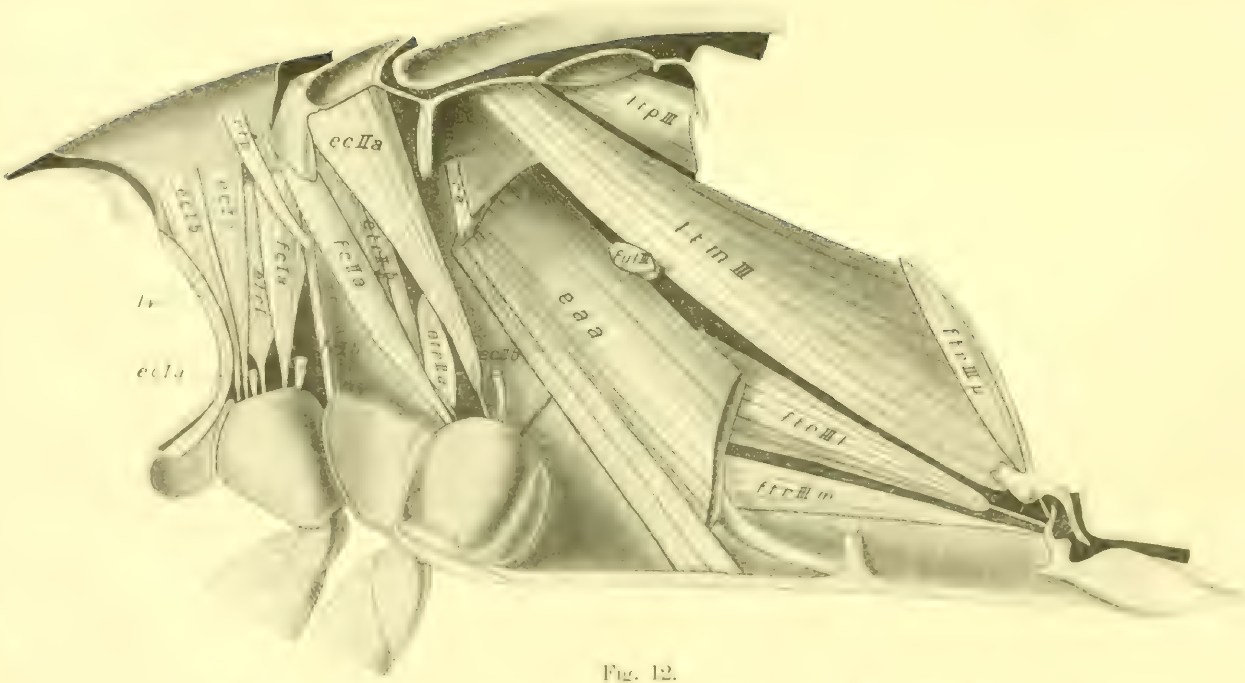

ltpIII
ltmIII
ftrIIIp
ftrIIIt
ftrIIIm
eaa
ecIIa
ecIIb
etrIIa
etrIIb
fcIIa
fcIa
etrI
ecIb
ecIa
lv

Fig. 12.

Längsschnitt durch den Thorax; zweite Lage entfernt, um die Coxal- und Flugmuskeln freizulegen.

tiefer und zum Teil von der Seitenwand; sie inserieren in unmittelbarer Nähe von *a* in derselben Weise. Den vorderen bezeichnen wir mit *b*, den hinteren mit *c*. Durch diese Muskeln wird das Bein nach hinten bewegt; sie sind die Hauptmuskeln für die Geh- und Schwimmbewegung.

(Luks beschreibt hier nur einen Extensor; die drei von mir gefundenen sind deutlich an ihren Sehnen zu unterscheiden.)

Musculi flexores coxae prothoracis (I).

(Fig. 11, 12 *fcIa, b.*)

(Fléchisseur de la hanche Str.-D.; Flexor coxae Burm. u. Luks; Musc. elevator coxae prothoracis Voss.)

Diese Muskeln sind bedeutend schwächer als die eben beschriebenen; es sind außerdem nur zwei vorhanden. Der Ursprung dieser beiden Muskeln ist sehr verschieden. Der stärkere *a* kommt von dem oberen Teil der Seitenfläche des Prothorax, der kleinere *b* von der Vorderseite des Brustbeinfortsatzes (Sternalapohpyse) des Prothorax. Beide Muskeln inserieren dicht beieinander am hinteren medialen Rand der Coxa. Die Aufgabe dieser Muskelgruppe besteht darin, das Bein wieder nach vorn zu bewegen, dementsprechend sind die Muskeln im Vergleich zu ihren Antagonisten so schwach.

(Luks spricht hier von vier Flexoren; meine Untersuchungen ergaben nur zwei. Jedenfalls hat er den von mir mit *a* bezeichneten Muskel in mehrere Teile aufgelöst; die deutliche Sehne dieses Muskels spricht schon allein dagegen. Den von mir mit *b* bezeichneten Muskel hat Luks nicht angegeben.)

Musculus extensor trochanteris prothoracis (I).

(Fig. 13 *etrI.*)

(Extenseur du trochanter Str.-D.; Extensor trochanteris Burm. u. Luks.)
(Musc. depressor trochanteris prothoracis Voss.)

Dieser Muskel nimmt seinen Ursprung von der Seitenwand des Prothorax; er ist ein sehr starker, breit fächerförmiger Muskel und hat eine grätenförmige, stark pigmentierte feste Chitinsehne, die durch die Coxa hindurch zum Trochanterfortsatz geht. Durch die Kontraktion dieses Muskels wird das Bein von oben nach unten bewegt, wodurch der Körper von der Unterlage gehoben wird und die Hauptbewegung für eine Umklammerung gegeben wird. An die Sehne dieses Muskels greifen weitere Muskeln innerhalb der Coxa an, welche weiter unten besprochen werden.

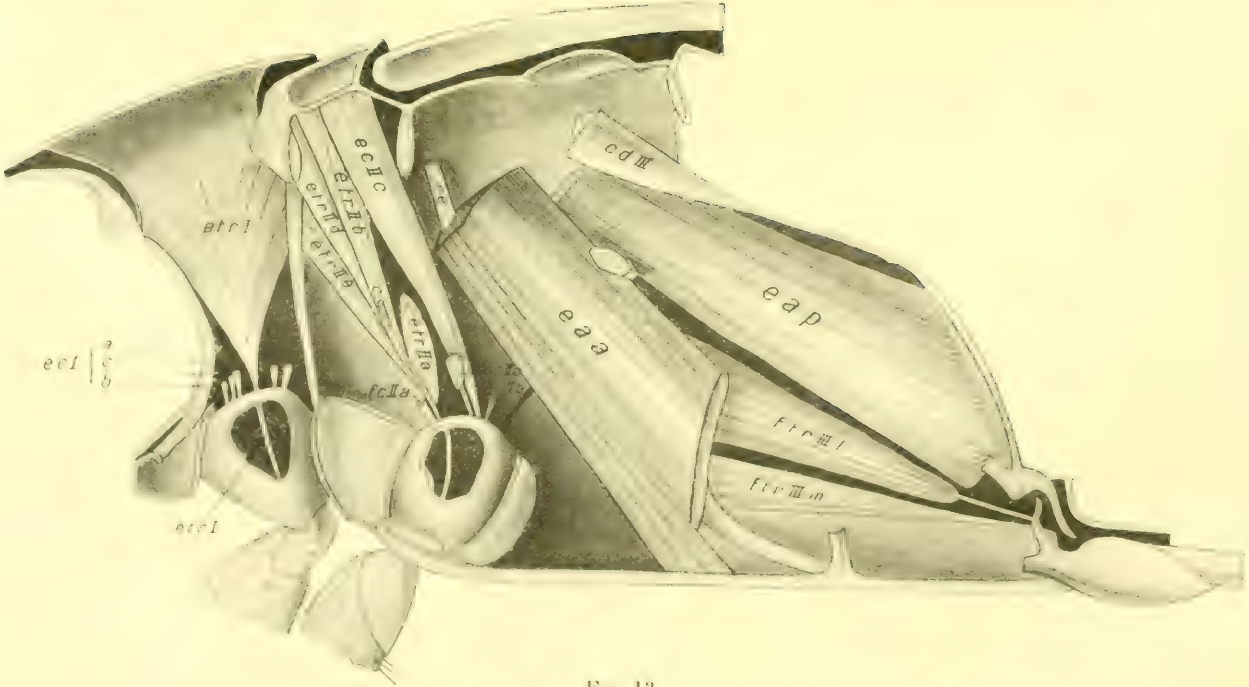

etrI
ecIIc
etrIIb
etrIId
etrIIe
cdIII
eap
eaa
etrIIa
fcIIa
ftrIII l
ftrIII m
ecI a c b
ecI
e
cs

Fig. 13.

Längsschnitt durch den Thorax. Coxa- und Flugmuskeln der nächsten äußeren Lage.

2. Mittelbein.

(Musculi pedales mesothoracis Voss.)

Beim Mittelbeinpaar ist, wie schon erläutert wurde, die Anordnung der Extensoren und Flexoren der Coxa gerade umgekehrt wie beim Vorderbeinpaar. Hier greifen die Extensoren an den hinteren Coxalrand an und die Flexoren an den vorderen.

Musculi extensores coxae mesothoracis (*II*).

(Fig. 11—16 *ecIIa, b, c, d, e.*)

(Extenseur de la hanche Str.-D.; Extensor coxae Burm. u. Luks.)

(Musc. depressor = flexor coxae mesothoracis Voss.)

Diese Muskelgruppe ist sehr kräftig. Der Ursprung der einzelnen Muskeln ist verschieden, dagegen liegen die Insertionsstellen dicht beieinander am hinteren Coxalrand. Wir bezeichnen die fünf hierhergehörigen Muskeln mit Buchstaben:

Musculus *a*.

(Fig. 12, 16 *ecIIa.*)

Er ist der medialste und stärkste der Gruppe. Er nimmt seinen Ursprung von der Rückendecke und läuft, sich verjüngend, nach unten und etwas nach außen hinten. Er greift mit grätenförmiger, stark pigmentierter Sehne am hinteren Coxalrand an; an dieser Sehne ist er leicht zu erkennen.

Musculus *b*.

(Fig. 11, 12, 16 *ecIIb.*)

Dieser kleine Muskel kommt vom oberen Teil der Hinterfläche der Mesosternalapophyse und greift mit unpigmentierter Sehne am hinteren Teil des Coxalrandes an.

Musculus *c*.

(Fig. 13, 16 *ecIIc.*)

Er liegt lateral von *a*, dicht neben ihm; sein Ursprung ist an der Rückendecke; er zieht in gleicher Richtung wie *a*, in dessen nächster Nähe er inseriert.

Musculus *d*.

(Fig. 14, 16 *ecIId.*)

Der Muskel *d* liegt am lateralsten von der Gruppe; er wurde schon bei der Elytrenmuskulatur erwähnt. Bei fixierter Elytre wirkt er als Beweger der Coxa, an deren lateralen Hinterrand er mit dünner Sehne inseriert. Das dorsale Ende trägt die schon beschriebene chitinöse Sehnenkappe.

Musculus *e*.

(Fig. 16 *ecIIe*.)

Er liegt kopfwärts von diesen vier beschriebenen Muskeln und ist äußerst klein. Seinen Ursprung nimmt er von der Vorderseite der Mesosternalapophyse, und er geht zum lateralen Fortsatz der Coxa. Seine Leistung als Beuger der Coxa ist gering, da die Coxaachse dicht neben seiner Insertionsstelle liegt.

(Luks gibt nur zwei Extensoren an; den *ecIId* und *ecIIe* gibt er in der Zeichnung nicht an.)

Musculi flexores coxae mesothoracis (*II*).

(Fig. 12, 14, 15 *fcIIa, b, c*.)

(Fléchisseur de la hanche moyenne Str.-D.; Flexor coxae Burm. u. Luks.)

(Musc. elevator = extensor coxae mesothoracis Voss.)

Diese Muskelgruppe ist nicht so stark als die vorhergehende. Sie besteht aus drei Teilen, deren Insertionen nahe beieinander liegen, während die Ursprungsstellen verschieden sind. Auch diese Muskeln werden mit Buchstaben bezeichnet:

Musculus *a*.

(Fig. 12 *fcIIa*.)

Er kommt von der Vorderfläche des Mesonotums und zieht ziemlich gleichmäßig breit nach hinten unten zum vorderen Rand der Coxa, wo er sich an einem mit dem Coxarand gelenkig verbundenen Chitinstück ansetzt. Seine Sehne ist nicht sehr ausgeprägt.

Musculus *b*.

(Fig. 14 *fcIIb*.)

Dieser Muskel besteht aus zwei Bäuchen mit deutlich verschiedener Faserrichtung; beide vereinigen sich in der Sehne. Er ist nicht so lang als *a*. Die vordere, mehr mediale Partie nimmt ihren Ursprung von der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax; die zweite liegt hinter der ersten und lateral davon und entspringt zum Teil von der Seitenfläche des Mesothorax, hauptsächlich aber von der Apodeme des Mesothorax. Seine Sehne greift auch an dem mit dem lateralen Teil des Coxavorderrandes verbundenen Chitinstück an.

Musculus *c*.

(Fig. 15 *fcIIc*.)

Er ist ein sehr kleiner Muskel und entspringt am vorderen Außenrand der Mesosternalapophyse. Seine Insertion liegt ebenfalls an dem Gelenkstück der Coxa, und zwar am tiefsten.

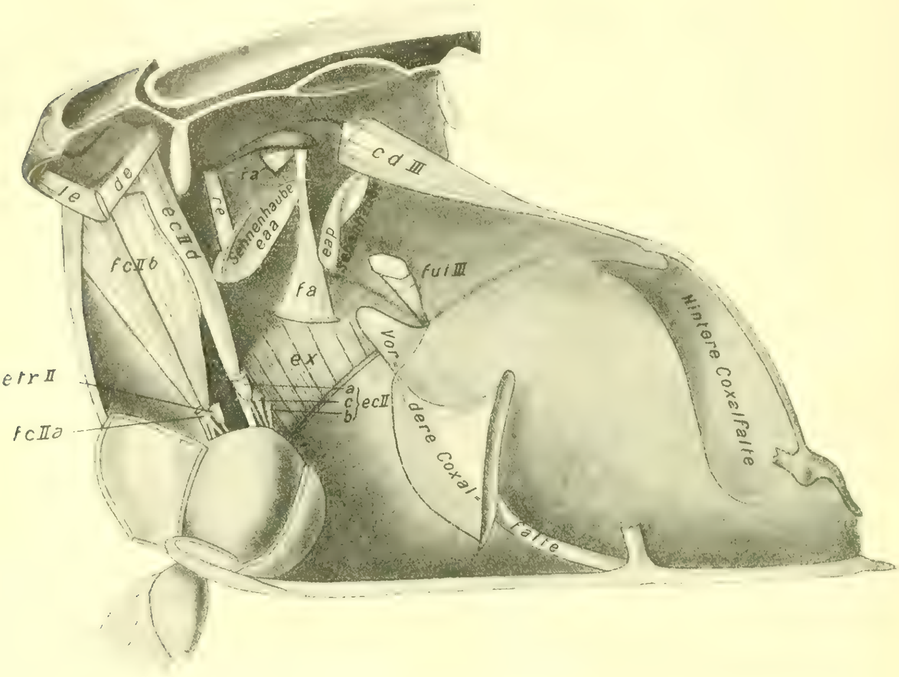

le
de
ecIId
fcIIb
re
fa
Sehnenhaube
eaa
eap
fa
cdIII
fuiIII
ex
Vordere Coxalfalte
Hintere Coxalfalte
etrII
fcIIa
a
c
b
ecII

Fig. 14.

Längsschnitt durch Meso- und Metathorax; lateralste Partie der Coxa- und Flügelmuskeln.

Musculi extensores trochanteris mesothoracis (*II*).

(Fig. 11—14 *etrIIa, b, c, d, e*.)

(L'extenseur du trochanter Str.-D.; Extensor trochanteris Burm. u. Luks.)

(Musc. depressor trochanteris mesoth. Voss.)

Diese starke Muskelgruppe setzt sich aus fünf einzelnen Muskeln zusammen, die sich alle an einer grätenförmigen Sehne vereinigen, die wie bei dem Musculus extensor trochanteris prothoracis die Coxa durchziehend zum Trochanterfortsatz geht. Abgesehen von der Zusammensetzung zeigt sich auch in der Lage ein Unterschied zum Musculus extensor trochanteris prothoracis. Letzterer liegt am lateralsten von den Muskeln des Prothorax; hier liegt der Extensor zwischen den andern Gruppen. Die einzelnen Portionen sind auch wieder mit Buchstaben bezeichnet:

Musculus *a*.

(Fig. 11, 12, 16 *etrIIa*.)

Sein Ursprung ist von dem der übrigen vier Muskeln verschieden; er kommt von der Vorderseite der Mesosternalapophyse und der Vorderfläche der an dieser lateralwärts ansitzenden Chitinplatte. Der Muskel verjüngt sich sehr schnell, so daß er ungefähr die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks hat; von der Kante erscheint er bandförmig. Im Prothorax geht der Teil, der von der Apophyse kommt, zum Coxarand, hier jedoch wird er zum Extensor des Trochanters.

Musculus *b*.

(Fig. 13 *etrIIb*.)

Der Muskel *b* ist ein stärkerer, langer Muskel; er kommt von der Rückendecke und liegt mit seinem unteren Teil *a* dicht an; seine Insertionsstelle liegt dicht neben der von *a*.

Musculus *c*.

(Fig. 12, 13 *etrIIc*.)

Er liegt medial neben *b* und bedeckt ihn zum Teil. Sein Ursprung liegt am vorderen Teil der Rückendecke; er ist nicht so lang als *b*, sondern nur etwa $^2/_3$ desselben. Seine dünne farblose Sehne geht am untersten Drittel des Muskels *b* in diesen hinein, um sich mit dessen Sehne zu vereinen.

Musculus *d*.

(Fig. 13 *etrIId*.)

Er entspringt an der Vorderfläche des Mesonotums etwas tiefer als die vorigen an einer Chitinleiste; er inseriert ziemlich nahe der Coxa an der gemeinsamen Sehne.

Musculus *e*.

(Fig. 13 *etrIIe*.)

Dieser Muskel ist der vorderste der Gruppe; er entspringt dicht bei der Ursprungsstelle der vorderen Partie des Musculus flexor coxae *II b* an der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax; seine Insertionsstelle liegt dicht bei der von *d*.

(Der von Luks mit Flexor coxae mesothoracis bezeichnete Muskel, der von der Mesosternalapophyse entspringt, ist durchaus kein Flexor der Coxa, sondern verbindet sich sehr deutlich mit der Sehne des

Extensor trochanteris: es ist der von mir *etrIIa* genannte. Der von mir mit Flexor coxae *IIc* bezeichnete Muskel fehlt bei Luks.

Vom »Extensor trochanteris« gibt Luks an, daß er dieselbe Lage hat, wie in der Vorderbrust. Nach der Luksschen Zeichnung scheint hier ein einziger Muskel vorzuliegen. Stimmt schon die Lage dieses Muskels nicht nach meinen Untersuchungen (nach außen zu von ihm liegt noch der Flexor coxae *II b*), so ist die Zeichnung dieses Muskels als aus einem Bauch bestehend durchaus unzutreffend; er zeigt, wie oben ausgeführt wurde, eine Zusammensetzung aus fünf Teilen.)

3. Hinterbein.

(Musculi pedales metathoracis Voss.)

Mit der Verwachsung der Coxa des dritten Beinpaares geht auch eine Modifizierung der eigentlichen Coxalmuskeln vor sich; da sie als Beweger der Coxa nicht mehr in Betracht kommen, so wirken sie lediglich als indirekte Flugmuskeln, wie wir das bei Besprechung der betreffenden Muskeln bei dem Hinterflügel sahen. Die Muskeln, die das ganze Bein bewegen, greifen also am Trochanterfortsatz an; sie entsprechen also den Extensores trochanteris des Vorder- und Mittelbeines, soweit sie als Extensoren wirken, d. h. das Bein nach hinten strecken. Die Antagonisten dieser Muskeln, die Flexoren, nehmen alle von der Höhlung der Coxa ihren Ursprung; sie entsprechen den weiter unten zu besprechenden Muskeln, die innerhalb der Coxa beim Vorder- und Mittelbein liegen.

(Auf die mit der Verwachsung der Coxa mit dem Sternum verbundene Modifikation der Muskeln hat schon Straus-Dürkheim hingewiesen, Burmeister zählt die betreffenden Muskeln zu den kräftigsten des ganzen Körpers.)

Musculi extensores trochanteris metathoracis (*III*).

(Fig. 8, 11, 19 *etrIIIa, i, m, p.*)

(Extenseur du trochanter Str.-D.; Extensor trochanteris Burm. u. Luks.)

(Musc. depressor trochanteris metathoracis Voss.)

Sie stellen eine der stärksten Muskelgruppen des ganzen Körpers dar, denn sie sind die für die Schrwimmbewegung wichtigsten Muskeln. Sie nehmen ihren Ursprung — mit Ausnahme eines einzigen, der von der Coxalfalte kommt — alle von der Metasternalapophyse, die dementsprechend stark entwickelt ist. Die Extensoren haben alle eine gemeinsame Insertionsstelle; ähnlich wie die Extensoren des Mittelbeintrochanters greifen sie auch an eine gemeinsame Chitinsehne, die sich hier entsprechend der Stärke der Muskeln flächenförmig zu einer

Sehnenplatte vergrößert hat. Diese Sehnenplatte ist durch ein farbloses chitinöses Band fest mit dem Trochanter verbunden; sie steht senkrecht zur Bauchfläche und läuft der Sagittalebene parallel.

Musculus extensor trochanteris metathoracis (*III*) anterior.

(Fig. 8, 11, 19 *etrIIIa.*)

Dieser starke Muskel nimmt seinen Ursprung von der Vorderfläche der Metasternalapophyse; er hat die Gestalt eines Dreiecks und zieht mit konvergierenden Fasern zu der Sehnenplatte, die er an ihrem oberen und vorderen Ende umgreift.

Musculus extensor trochanteris *III* posterior.

(Fig. 8, 19 *etrIIIp.*)

Er entspricht dem anterior und nimmt seinen Ursprung von der Hinterfläche der Apophyse, hat ebenfalls die Gestalt eines mit der Spitze nach unten gerichteten Dreiecks und geht mit konvergierenden Fasern zur Sehnenplatte, deren hinteren oberen Fortsatz er umgreift.

(Die von der Hinterseite der Apophyse kommende Muskelabteilung des Extensor trochanteris — *etrIIIp* — zeigt durchaus nicht den komplizierten Bau, den die Lukssche Zeichnung ihm zuschreibt; nach dieser Zeichnung kann man eine zweckentsprechende Wirkung dieses Muskels — einfachen Zug — nicht erkennen.) Luks bezeichnet auch diesen Muskel nicht näher.

Musculus extensor trochanteris *III* medius.

(Fig. 8 *etrIIIm.*)

Dieser Extensor ist ein sehr kleiner Muskel. Er entspringt vom oberen Teil des Dreiecks, das die beiden Apophysenäste bilden und geht als vertikal gestellte Platte nach unten, um am unteren Fortsatz der Sehnenplatte auf der medianen Seite derselben zu inserieren.

(Luks gibt diesen Muskel nicht an.)

Musculus extensor trochanteris *III* inferior.

(Fig. 8, 11 *etrIIIi.*)

Er ist der einzige Extensor, der nicht von der Apophyse kommt. Er entspringt in der Höhlung der vorderen Coxalfalte und entspricht dem Extensor trochanteris minor des Mittelbeines (Fig. 15 *etr min*). Seine Insertion liegt auf der Lateralseite des unteren Fortsatzes der Sehnenplatte.

Musculi flexores trochanteris metathoracis (*III*).

(Fléchisseur du trochanter Str.-D.; Flexor trochanteris Burm. u. Luks.)
(Musc. elevator trochanteris metathoracis Voss.)

Die drei Flexoren sind bedeutend schwächer als die Extensoren. Sie nehmen ihren Ursprung alle von der Coxalfalte, so wie die Flexores trochanteris des Mittel- und Vorderbeines ebenfalls innerhalb der Coxa entspringen.

Musculus flexor trochanteris *III* medialis.

(Fig. 12 *ftrIIIm.*)

Dieser Muskel ist dünn und spitz dreieckig; seinen Ursprung nimmt er am vorderen Coxalrand. Er liegt der Coxalwand dicht an und inseriert am ventralen Trochanterfortsatz. Durch seine Kontraktion wird das ausgestreckte Bein wieder angezogen.

(Luks gibt nur zwei Flexoren an; er hat den eben besprochenen nicht beschrieben.)

Musculus flexor trochanteris *III* lateralis.

(Fig. 12 *ftrIIIl.*)

Er ist stärker als der vorige. Ebenfalls entspringt er an der vorderen Coxalfalte und liegt auch der Coxalfläche dicht an. Durch eine grätenförmige Chitinsehne ist er fest mit dem ventralen Trochanterfortsatz verbunden; seine Insertionsstelle liegt dicht bei der des Flexor medialis, und seine Wirkung ist die gleiche. Beide Muskeln sieht man beim lebenden Tier durchschimmern.

Musculus flexor trochanteris *III* posterior.

(Fig. 12 *ftrIIIp.*)

Dieser Flexor kommt von der hinteren Coxalfalte; er liegt am oberen etwas umgeschlagenen Rand derselben und ist fast seiner ganzen Länge nach damit verwachsen. Mit dünner Chitinsehne inseriert er am Trochanterfortsatz. Seine Wirkung ist genau dieselbe wie die der beiden andern Flexoren.

b. Muskulatur der einzelnen Extremitätenglieder.

Die hier speziell vom Mittelbein besprochenen Muskeln sind in allen Beinen identisch.

Die Extension des Trochanters und damit des ganzen übrigen Beines erfolgt, wie wir sahen, hauptsächlich durch den Musculus extensor trochanteris. Wir konstatierten ferner, daß die Sehne dieses Muskels durch die Coxa hindurch zum medialen Trochanterfortsatz geht. An der Eintrittsstelle der Sehne in die Coxa ist der Rand derselben umgeschlagen und gibt so eine Führung für die Sehne; letztere verbreitert sich an ihrem Ende.

a. Muskeln innerhalb der Coxa.

Musculus extensor trochanteris minor.

(Fig. 15 *etr.min.*)

(Extenseur du trochanter Str.-D.; Strecker des Trochanters innerhalb der Hüfte Burm. — Musc. depressor trochanteris Voss.)

Er entspringt von der Decke der Coxa und liegt auf der Vorderseite. Er inseriert an der verbreiterten Stelle der Sehne und unterstützt so den Extensor trochanteris.

Musculi flexores trochanteris.

(Fléchisseur du trochanter Str.-D.; Beuger des Trochanters innerhalb der Hüfte Burm. — Musc. elevator trochanteris Voss.)

Die Flexion erfolgt nur durch Muskeln, die in der Coxa ihren Ursprung nehmen:

Musculus flexor trochanteris major.

(Fig. 15 *ftr.maj.*)

Dieser Muskel erfüllt fast die ganze Coxa. Er nimmt seinen Ursprung fast an der gesamten medialen Innenfläche derselben und inseriert am lateralen Teil des Trochanterfortsatzes. Er beugt den Trochanter und bewegt das Bein nach oben und außen.

Musculus flexor trochanteris minor.

(Fig. 15 *ftr.min.*)

Er entspringt von der Lateralseite der Coxa und greift ebenfalls am lateralen Teil des Trochanterfortsatzes an; er wird zum Teil vom Flexor major überdeckt. Beider Wirkung ist gleich; sie heben das Bein.

b. Muskeln innerhalb des Trochanters.

Musculus rotator femoris.

(Fig. 15 *rtf.*)

(Rotator femoris Dahl.)

Dieser Muskel füllt zum größten Teil den Trochanter aus; seine Wirkung als Dreher des Femurs und damit des ganzen übrigen Beines

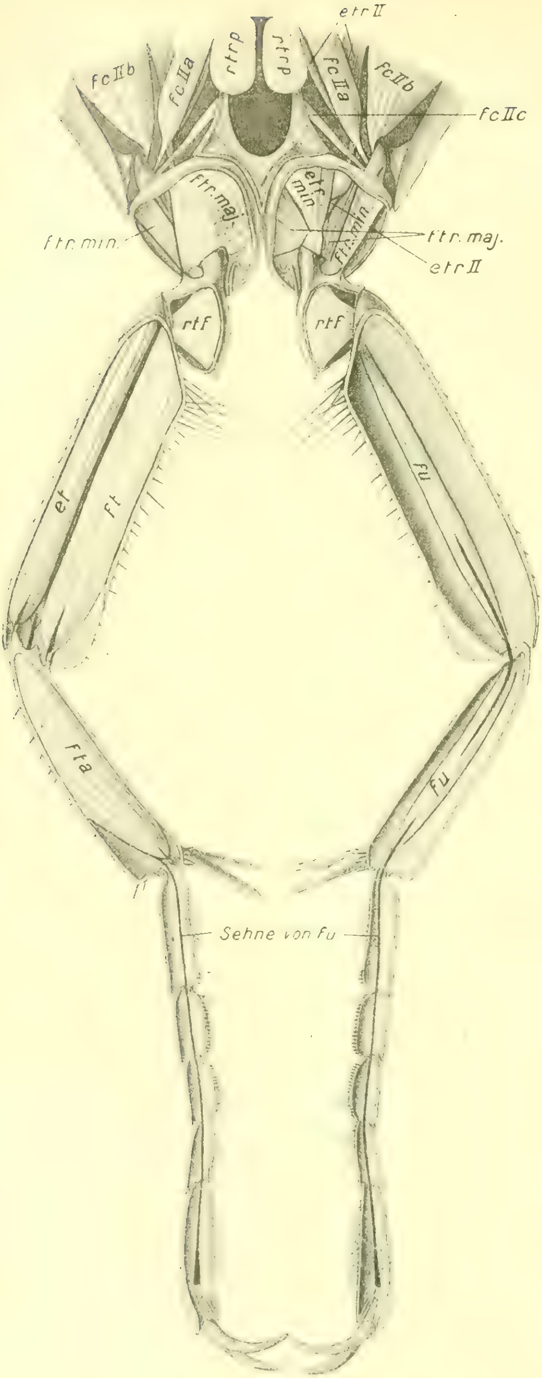

etr II
fc IIb
fc IIa
rtrp
rtrp
fc IIa
fc IIb
fc IIc
ftr. maj.
etf min.
ftr. min.
ftr. min.
ftr. maj.
etr II
rtf
rtf
et
ft
fu
fta
fu
Sehne von fu

Fig. 15.
Querschnitt durch den Mesothorax und das mittelere Beinpaar, in Ansicht von vorn. Im linken Bein ist die vorderste Muskellage wegpräpariert.

ist nicht sehr groß; im dritten Beinpaar ist sie am bedeutendsten. Er entspringt an der Medialfläche des Trochanters und inseriert am Femurfortsatz.

(Straus-Dürkheim bezeichnet diesen Muskel als »abducteur de la cuisse« = Abduktor des Oberschenkels. Dahl betont dagegen, daß die Hauptaufgabe dieses Muskels die eines Rotators des Femurs sei. Auch Burmeister sprach diesen Muskel nicht als Dreher an.)

Einen Antagonisten dieses Rotator femoris gibt es nicht; die Bewegung in die Ruhelage erfolgt durch elastische Bänder, wie dies öfter im Bein zu beobachten ist.

c. Muskeln im Femur.

Die Beweger der Tibia liegen im Femur:

Musculus extensor tibiae.

(Fig. 15 *et.*)

(Extenseur de la jambe Str.-D.; Strecker Burm.)

Er liegt an der Lateralseite des Femur, mit der er fast der ganzen Länge nach verwachsen ist. Mit kräftiger Sehne inseriert er am lateralen Tibiafortsatz. Er streckt die Tibia.

Musculus flexor tibiae.

(Fig. 15 *ft.*)

(Fléchisseur de la jambe Str.-D.; Beuger Burm.)

Der Flexor ist bedeutend stärker als der Extensor; er entspringt ähnlich wie dieser an der Medianseite und ist mit ihr auch fast der ganzen Länge nach verwachsen; er besteht aus zwei durch ihre Faserrichtung deutlich getrennten Bäuchen, die mit gemeinsamer Sehne am medialen Tibiafortsatz inserieren. Er ist der Antagonist des Extensor tibiae und beugt die Tibia.

d. Muskeln in der Tibia.

Musculus flexor tarsalis.

(Fig. 15 *fta.*)

(Fléchisseur du tarse Str.-D.; Beuger des Fußes Burm.)

Er ist fast seiner ganzen Länge nach mit der Tibiawand verwachsen und inseriert am medianen Teil des proximalen Endes des ersten Tarsengliedes; indem er dieses beugt, beugt er den ganzen Fuß. Er hat keinen Antagonisten, dieser wird durch elastische Bänder ersetzt.

(Straus-Dürkheim gibt beim Maikäfer einen extenseur du tarse an; wahrscheinlich liegt hier ein Fehler vor, wie wir beim nächsten Muskel Entsprechendes sehen werden.)

c. Muskeln in Femur und Tibia zugleich.

Musculus flexor unguium.

(Fig. 15 *fu.*)

(Fléchisseurs des crochets Str.-D.; Flexor unguium Burm.)

Die Flexion der Kralle erfolgt durch einen Muskel, der im Femur entspringt, und zwar auf der Hinterseite desselben; seine dünne Sehne geht durch das Femur-Tibiagelenk hindurch, und in der Tibia verbindet sich ein zweiter, auch auf der Tibiahinterseite entspringender, die Sehne völlig umschließender Muskel mit ihr, und die Sehne geht weiter durch alle Tarsenglieder — die völlig ohne Muskeln sind — zur Kralle. Diese und gleichzeitig damit der ganze Fuß werden durch diesen Muskel gebeugt. Der Krallenbeuger — ebenso wie der Beuger der Tarsen — hat keinen Antagonisten. Die Gegenbewegung erfolgt rein mechanisch durch elastische Bänder.

(Straus-Dürkheim gab für die Streckung der Krallen besondere Muskeln an; Dahl und Ockler haben jedoch beim Maikäfer und andern Käfern, auch *Dytiscus*, konstatiert, daß es keine diesbezüglichen Muskeln gibt, sondern die Streckung von den erwähnten elastischen Bändern vollzogen wird.)

III. Eigenmuskulatur des Thorax.

(Befestigungs- oder Verbindungsmuskulatur Burm.)

Die Eigen- oder Verbindungsmuskeln sind solche, welche die einzelnen Thoraxabschnitte gegeneinander bewegen und ferner solche, welche zur Befestigung der Skeletteile des Thorax dienen.

1. Prothorax.

Alle hierher gehörigen Muskeln dienen der Bewegung des Prothorax gegen den Mesothorax.

Musculus depressor prothoracis.

(Fig. 11 *dpr.*)

(Retracteur du corselet Str.-D.; Retractor prothoracis Burm. u. Luks.)

Er entspringt auf der Vorderseite des Prophragmas nach außen neben dem Levator capitis horizontalis und geht schräg nach oben und außen, um am Pronotum zu inserieren. Er zieht bei fixiertem Mesothorax den Prothorax herab und zurück.

(Diesem Muskel wurde die Bezeichnung Depressor gegeben, weil die Wirkung als Senker des Prothorax die als Zurückzieher bei weitem übertrifft.)

Musculus levator prothoracis.

(Fig. 11 *lpr.*)

(L'élévateur du corselet Str.-D.; Elevator prothoracis Burm. u. Luks.)

Der Levator nimmt seinen Ursprung am Prophragma und geht senkrecht nach unten zum lateralen Fortsatz der vorderen Sternalapophyse; er zieht den Prothorax in die Höhe und ist der Antagonist des Depressor prothoracis.

Musculus rotator prothoracis.

(Fig. 12 *rtp.*)

(Rotateur du Corselet Str.-D.; Rotator prothoracis Burm. u. Luks.)

Er entspringt von der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax und inseriert am Pronotum nach außen zu und hinter dem Depressor prothoracis. Durch ihren Zug drehen die Rotatoren den Prothorax um seine Längsachse. Von der Sehne dieses Muskels geht ein Teil zum ersten Thoraxstigma und bewegt dieses ebenfalls.

2. Mesothorax.

Hier finden sich außer Bewegungsmuskeln auch Befestigungsmuskeln.

Musculus retractor prothoracis.

(Fig. 8 *rtrp.*)

(Retracteur du corselet Str.-D.; Retractor prothoracis Burm. u. Luks.)

(Musc. mesosterni Voss.)

Der Retractor prothoracis entspringt an der Vorderfläche der Mesosternalapophyse und zieht horizontal nach vorn zur Hinterfläche der Prosternalapophyse.

Er liegt dicht unter dem Darm und entspricht in der Lage dem Depressor capitis horizontalis. Durch seine Kontraktion wird der Prothorax gegen den Mesothorax zurückgezogen.

Musculus furco-lateralis mesothoracis.

(Fig. 16 *fulII.*)

(Fléchisseur latéral de l'apophyse Str.-D.; Musc. furco-lateralis Burm. u. Luks.)

Er ist ein sehr kleiner Muskel von auffälligem Bau und entspringt am oberen Teil der Vorderseite der Mesosternalapophyse, verjüngt sich sehr schnell und zieht mit dünner, im Verhältnis zum Muskel äußerst langer Sehne zur Verbindungsstelle von Coxa und Pleura. Er ist dem Musculus furco-lateralis metathoracis gleichwertig und dient nur zur Befestigung der starren Chitinteile.

Musculus levator mesothoracis.

(Fig. 11 *lm.*)

(Furco-dorsalis Burm. u. Luks.)

(Musc. furco-lateralis prothor. Voss.)

Der Levator mesothoracis entspringt am oberen Ende der Mesosternalapophyse und geht nach oben zum Mesophragma. Er hebt den Mesothorax und entspricht dem Levator prothoracis.

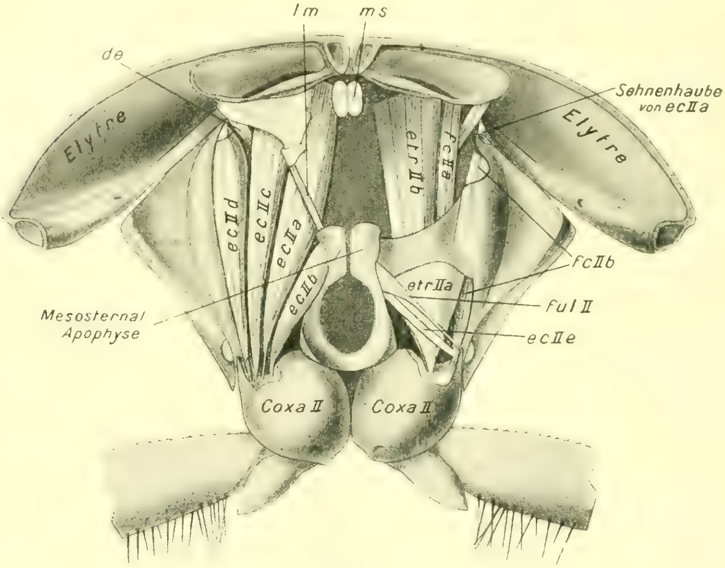

lm
ms
de
Sehnenhaube von ecIIa
Elytre
Elytre
etrIIb
fcIIa
ecIId
ecIIc
ecIIa
ecIIb
fcIIb
etrIIa
fulII
ecIIe
Mesosternal Apophyse
Coxa II
Coxa II

Fig. 16.

Querschnitt durch den Mesothorax, in Ansicht von hinten. Die linke Hälfte zeigt die kopfwärts gelegenen Coxa- und Elytrenmuskeln.

3. Metathorax.

Da die Furca (Metasternalapophyse) den starken Extensoren des Hinterbeines als Ursprungsstelle dient, ist sie zur Erhöhung ihrer Festigkeit durch mehrere kleinere Muskeln in ihrer Lage fixiert.

(Burmeister nennt diese Muskeln alle Musculi furco-dorsales. Str.-D.: fléchisseur de l'apophyse [ein Teil derselben].)

Musculus retractor mesothoracis.

(Fig. 8, 17 *rtrm.*)

(Le prétracteur de l'apophyse épisternale postérieur Str.-D. — Retractor mesothoracis inferior Luks. — Musc. metasterni Voss.)

Dieser Muskel entspricht dem Retractor prothoracis; er spannt sich ebenso wie dieser zwischen den Apophysen aus. Er zieht den

Mesothorax zurück, fixiert aber auch die Metasternalapophyse wesentlich.

Musculus furco-dorsalis metathoracis.

(Fig. 8, 18, 19 *fudIII.*)

(Musc. furco-lateralis Voss.)

Es sind je zwei dieser Muskeln vorhanden. Sie verbinden den oberen Rand der Furca mit der Rückseite des Metaphragmas und unterstützen gegen einen Zug nach unten. Der schwächere entspringt am lateralen oberen Rande und der stärkere medial in einer Höhlung des oberen Randes der Apophyse.

Musculus furco-lateralis metathoracis.

(Fig. 14 *fulIII.*)

(Musc. furco-lateralis Luks.)

Dieser Muskel entspricht dem Furco-lateralis mesothoracis. Wie dieser hat er eine sehr lange Chitinsehne, und nur die Verbindung mit der Apophyse ist muskulös. Die Chitinsehne inseriert an der Verwachsungsstelle der Coxa mit dem Episternum.

Musculus furco-coxalis metathoracis.

(Fig. 11, 19 *fucIII.*)

Er ist ein sehr kleiner bandförmiger Muskel und verbindet den hinteren Teil des Furcaseitenastes mit der hinteren Coxalfalte.

Musculus coxo-lateralis metathoracis.

(Fig. 19 *clIII.*)

Auch dieser Muskel ist bandförmig und verbindet den spitzen Fortsatz der hinteren Coxalfalte mit der Körperwand. Er liegt horizontal im Körper und unmittelbar über dem Musculus extensor alae posterior.

(Die als Verbindungsmuskulatur bezeichneten Muskeln hat Luks mit Ausnahme des Musculus furco-lateralis *fulIII* — den er irrtümlich als furco-dorsalis bezeichnet, in zu wörtlicher Anlehnung an Burmeister — und des Retractor mesothoracis *rtrm* nicht angegeben; diese Muskeln sind aus den angeführten Gründen gerade typisch für *Dytiscus* und ihm im Gegensatz zum Maikäfer zum größten Teil eigentümlich.)

Musculus expirator metathoracis.

(Fig. 14, 17 *ex.*)

(Muscle expirateur (Str.-D.)

Dieser sehr dünne bandförmige Muskel liegt dem Episternum des Metathorax dicht an und nimmt seinen Ursprung vom Verwachsungsgrund des Sternums, um von da nach oben zu ziehen. Er bewegt die beiden Skeletteile etwas gegeneinander und dient wohl zur Atmung. Ganz entsprechend findet sich dieser Muskel beim Maikäfer.

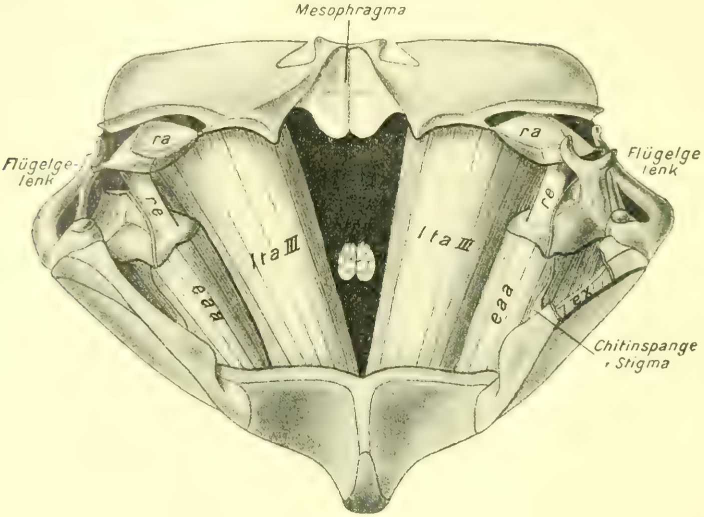


Fig. 17.

Querschnitt durch den Metathorax in Vorderansicht; Muskulatur der Flügel.

C. Abdomen.

Man findet im Abdomen fast nur flache bandförmige Muskeln; die Muskulatur zerfällt in Muskeln, die zur Befestigung der Verbindung zwischen Metathorax und Abdomen dienen, und solche, die die Teile des Abdomens gegeneinander bewegen.

a. Muskeln des ersten und zweiten Segments.

Erstes Segment.

a. Rückenmuskeln.

Musculi conjungentes metaphragmo-abdominis = Musculus dorsalis abdominis.

(Fig. 18 *cma.*)

(Prétracteurs Str.-D.; Musc. conjungentes Burm.)

Diese Muskeln entsprechen den Musculi dorsalis abdominis der übrigen Segmente. Sie haben die Aufgabe, die Festigkeit der Verbindung zwischen Metaphragma und Abdomen zu erhöhen. Ihre Gestalt ist die breiter, dünner Bänder. In der Mitte ist die Muskelreihe — wie alle Rückenmuskeln des Abdomens — unterbrochen; hier läuft das

Herz. Die einzelnen Muskelbänder sind mit dem vorderen Ende am Metaphragma befestigt und ziehen von hier nach hinten; die medialsten und gleichzeitig stärksten Teile gehen bis zur Segmentgrenze; die lateralen werden nach außen zu immer kürzer und befestigen sich mit den Enden an der Fläche der ersten Rückenschiene.

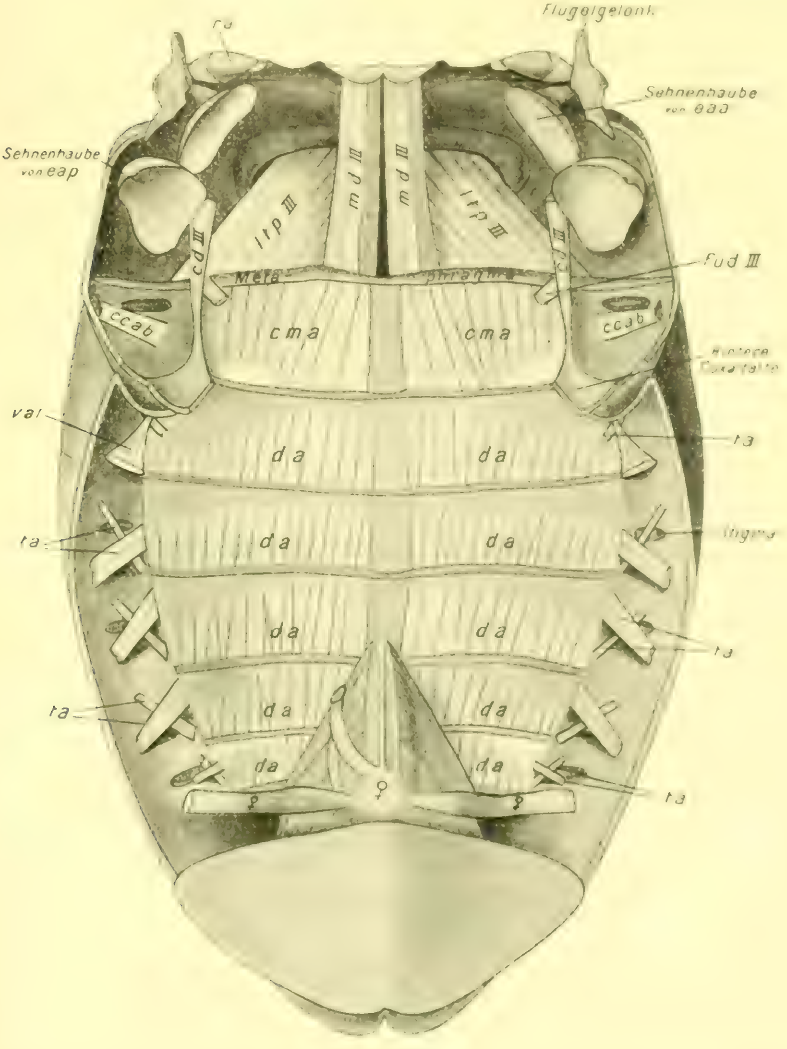

ra
Flügelgelenk
Sehnenhaube von eaa
Sehnenhaube von eap
md III
md III
ltp III
ltp III
cd III
fud III
Fud III
Metaphragma
cma
cma
ccab
ccab
Hintere Coxalfalte
val
ta
da
da
ta
Stigma
da
da
ta
da
da
ta
da
da
ta
♀
♀
♀

Fig. 18.

Metathorax und Abdomen vom Bauch her geöffnet, alles entfernt bis zu den Muskeln der Rückendecke des Abdomens und den dorsalen Metathoraxmuskeln.

b. Transversalmuskeln.

(Musc. transversi Burm.)

Diese Muskeln erhöhen die Festigkeit der Verbindung zwischen hinterer Coxalfalte und der Rückendecke des ersten Segmentes.

Musculus conjungens coxo-abdominis a.

(Fig. 19 *ccaa.*)

Er besteht aus zwei dicht einander anliegenden Teilen und entspringt vom lateralen oberen Rand der hinteren Coxalfalte und geht, sich verbreiternd zur Rückendecke hinauf; er hat außer seiner Aufgabe als Befestiger noch die weitere, bei der Atmung mitzuhelfen, indem er die Rückendecke senkt, wie wir dies von den eigens hierfür vorhandenen Transversalmuskeln der übrigen Segmente noch sehen werden.

Musculus conjungens coxo-abdominis b.

(Fig. 18 *ccab.*)

Auch dieser ist ein dünner, bandförmiger Muskel; er setzt sich an der lateralen Verwachsungsstelle der hinteren Coxalfalte an und inseriert an der Rückendecke des ersten Segments. Er liegt unmittelbar am ersten Abdominalstigma.

Zweites Segment.

a. Rückenmuskeln.

Die Musculi dorsales abdominis des zweiten Segmentes entsprechen denen der übrigen vollständig und finden ihre Besprechung mit diesen weiter unten.

b. Bauchmuskeln.

(Musc. ventrales abd. Burm.)

Musculi ventrales abdominis laterales.

(Fig. 18, 19 *val.*)

Eigentliche, den Musculi ventrales abdominis entsprechende Muskeln sind in diesem Segment nicht vorhanden; der Lage nach kann man den Musculus ventralis abdominis lateralis mit ihnen vergleichen; denn der hinteren Coxalwand liegt die erste Bauchplatte dicht an, und dieser Muskel setzt sich mit seiner Chitinsehne an diese Fläche; mit dem muskulösen Teil nimmt er von der zweiten Bauchplatte seinen Ursprung. Oft besteht dieser Muskel zum größten Teil aus der Chitinsehne, die äußerst fest angewachsen ist. Seine Aufgabe ist nur, eine feste Verbindung herzustellen; eine Bewegung ist wegen der starr verbundenen Chitinteile unmöglich.

c. Transversalmuskeln.

(Fig. 18, 19 *ta*.)

Die Transversalmuskeln entsprechen im Bau und der Anordnung ganz denen der übrigen Segmente und werden mit diesen zusammen

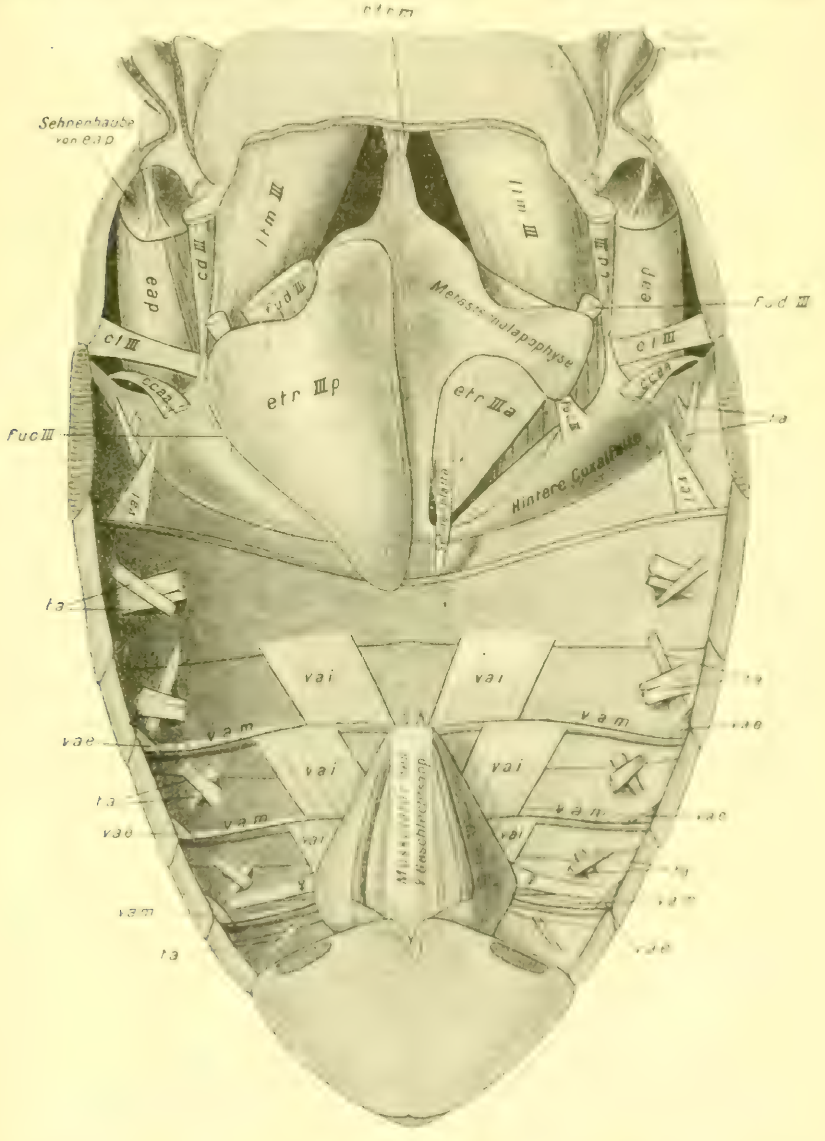

rtrm
Sehnenhaube von eap
ltm III
ltm III
cd III
cd III
eap
eap
fud III
fud III
Metasternalapophyse
etr IIIp
etr IIIa
cl III
cl III
ccaa
ccaa
fuc III
ta
ta
ta
ta
vai
vai
vai
vai
vai
vai
Hintere Coxalplatte
vam
vam
vam
vam
vam
vae
vae
vae
vae
vae
Muskeln der ♀ Geschlechtsapp.

Fig. 19.

Metathorax und Abdomen vom Rücken her geöffnet, alles entfernt bis zu den Muskeln der Bauchfläche des Abdomens und den Ventralmuskeln des Metathorax.

abgehandelt. Ihr Ursprung ist scheinbar abweichend, insofern als sie von der Coxahinterfläche zu kommen scheinen; aber dieser liegt, wie schon gesagt, die erste Bauchplatte dicht an, und von dieser gehen die Muskeln aus.

b. Muskeln der übrigen Segmente.

Musculi dorsales abdominis.

(Fig. 18 *da.*)

(Prétracteurs supérieurs des segmens Str.-D.; Musculi dorsales abdominis Burm.)

Sie dienen zur Bewegung der einzelnen Segmentringe der Rückendecke gegeneinander. Sie sind in derselben Zahl wie die unverwachsenen Teile der Rückendecke vorhanden und stellen sich als Streifen nebeneinander liegender bandförmiger Muskeln dar; in der Mittellinie ist der Streifen in jedem Segment unterbrochen an der Stelle, wo das Herz liegt. Mit dem hinteren Ende sitzt jedes dieser Muskelbänder an der Gelenkhaut zweier Rückenschienen; das vordere Ende inseriert an der Decke der Rückenschiene. Nach den Seiten zu werden die einzelnen Muskelbänder kürzer. Bei der Kontraktion dient die Innenfläche der Rückenschiene als Fixpunkt, und die nächsthinterliegende Rückenschiene wird nach vorn gezogen unter das vorhergehende Segment. Wirken alle Musculi dorsales abdominis gleichzeitig, so bewirken sie durch die Verkürzung der Rückendecke ein Aufbiegen des Abdomens nach oben. Die Bewegung kann man an einem Bogen zum Pfeilschießen erläutern. Nehmen wir an, daß das Holz, aus dem der Bogen gemacht ist, der Bauchfläche des Käfers, die Sehne der Rückendecke desselben entspricht. Wir halten nun den Bogen auf einem Tisch in der Lage, daß das Holz auf dem Tisch ruht, die Bogensehne ihm parallel läuft. Ziehen wir nun die Sehne an — wir verkürzen so den Abstand zwischen beiden Bogenenden, das entspricht der Verkürzung der Rückendecke durch die Musculi dorsales abdominis —, so werden die Bogenenden einen größeren Abstand von der Tischplatte bekommen. Genau so verhält sich die Bewegung des Abdomens.

Musculi ventrales abdominis interni.

(Fig. 19 *vai.*)

(Prétracteurs inférieurs des segmens Str.-D.; Musculi ventrales abdominis Burm.)

Die Bauchmuskeln sind weniger zahlreich ausgebildet. Am Bauch finden sich nur drei Paar solcher Muskeln vom vierten bis sechsten Segment. Diese Muskeln sind nicht über die ganzen Bauchschienen ausgebreitet, sondern in der Gestalt von Parallelogrammen auf die Mitte beschränkt. Ihre Faserrichtung ist von außen schräg nach hinten innen, so daß die ganzen Muskeln gegeneinander Zickzackbänder bilden, im Gegensatz zur Rückenmuskulatur, wo die Faserrichtung mehr einheitlich nach vorn geht. Das erste Paar entspringt auf der dritten Bauchschiene und inseriert an der Gelenkhaut zwischen vierter und fünfter Bauchschiene. Die beiden folgenden sind zwischen den Gelenkhäuten der nächsten Bauchschienen ausgespannt. Durch die Kontraktion dieser Muskeln werden die Bauchschienen ineinander geschoben und das Abdomen durch diese Verkürzung der Bauchfläche nach unten gebogen, genau entsprechend der durch die Rückenmuskeln bewirkten Bewegung nach oben.

Musculi ventrales abdominis medii.

(Fig. 19 *vam.*)

Diese Muskeln sind sehr klein. Sie liegen an den Grenzen der vierten, fünften und sechsten Bauchschiene, nehmen ihren Ursprung von der Bauchschiene und inserieren an der Gelenkhaut zwischen je zwei solchen. Ihre Wirkung ist dieselbe wie die der Musculi ventrales abdominis interni.

Musculi ventrales abdominis externi.

(Fig. 19 *vae.*)

Auch von diesen Muskeln sind nur drei Paar vorhanden. Sie liegen genau so wie die Muskeln *vai* und *vam*. Es sind außerordentlich kleine Muskeln, die ganz lateral liegen und fast ganz von der umgeschlagenen Falte des Abdomens verdeckt werden. Sie entspringen von der Bauchschiene und inserieren an dem durch eine Schiene verstärkten vorderen Rand der Bauchschiene 4, 5 und 6. Ihre Wirkung ist zum Teil die der oben genannten Musculi ventrales abdominis.

Musculi transversales abdominis.

(Fig. 18, 19 *ta.*)

(Musc. transveri Burm.)

Es sind kleine paarige Muskelgruppen, die lateral im Abdomen liegen und die Rückendecke gegen den Bauch herabziehen; diese Bewegung wird durch die die beiden verbindende Gelenkhaut ermöglicht. Die Muskelpaare bestehen aus kreuzweise übereinander liegenden bandförmigen Muskeln. Die vordersten kommen, wie schon gesagt, von der hinteren Coxalfalte, und zwar von der dieser dicht anliegenden ersten Bauchschiene. Die letzten sind nicht paarig.

Die transversalen Muskeln sind die eigentlichen Atemmuskeln, sie bewirken durch ihre Kontraktion eine Verengerung des Abdomens und pressen so die Luft aus den Tracheen; bei ihrer Erschlaffung strömt frische Luft durch ihre Stigmen ein.

Auf die Bearbeitung der Muskeln der Cloake, der Geschlechtsorgane und der Stigmen bin ich nicht eingegangen.

Marburg, im Dezember 1909.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. **Korschelt**, auf dessen Anregung ich die Untersuchung vornahm, für das stete gütige Interesse meinen ergebensten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. **Meisenheimer** außerordentlich verpflichtet; auch Herrn Dr. **Tönniges** möchte ich an dieser Stelle nochmals danken.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. **Amans**, Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Annales de sciences nat. Zool. 6. Serie XIX. Paris 1885.
2. A. **Berlese**, Gli Insetti. Loro organizzazione sviluppo abitudini e rapporti coll' uomo. Volume primo. Milano 1909.
3. H. **Burmeister**, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
4. F. **Dahl**, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. Arch. f. Naturg. 1884. 50. Jahrg.
5. V. **Graber**, Die Insekten. München 1877.
6. H. J. **Kolbe**, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
7. V. **Liénard**, Recherches sur le système nerveux des Arthropodes. Archive de Biologie. Tome I. 1880.
8. **Const. Luks**, Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Ntw. Bd. XVI. 1883.
9. A. **Ockler**, Das Krallenglied am Insektenfuß. Arch. f. Naturg. 1890. 56. Jahrg.
10. H. E. **Straus-Dürkheim**, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, aux quelles on a joint l'anatomie descriptive du hanneton vulgaire. Paris 1828.
11. **Fr. Voss**, Über den Thorax von Gryllus domesticus. Diese Zeitschr. 1905. Bd. LXXVIII.

Erklärung der Abkürzungen in den Figuren:

aba, Musculus abductor articuli secundi antennae;
ada, Musculus adductor articuli secundi antennae;
ccaa, Musculus conjungens coxo-abdominis a;
ccab, Musculus conjungens coxo-abdominis b.;
cdIII, Musculus coxo-dorsalis metathoracis;
clIII, Musculus coxo-lateralis metathoracis;
cma, Musculi conjungentes metaphragmo-abdominis;
cph, Musculi compressores pharyngis;
da, Musculi dorsales abdominis;
dan, Musculus depressor antennae;
de, Musculus depressor elytrae;
dg, Musculus depressor glossae;
dh, Musculus depressor capitis horizontalis;
dph, Musculi dilatatores pharyngis;
dpr, Musculus depressor prothoracis;
do, Musculus depressor capitis obliquus;
dv, Musculus depressor capitis verticalis;
eaa, Musculus depressor alae anterior;
ean, Musculus depressor antennae;
eap, Musculus depressor alae posterior;
ecIa, b, c, Musculi extensores coxae prothoracis *a, b, c*;
ecIIa, b, c, d, e, Musculi extensores coxae mesothoracis *a, b, c, d, e*;
elm, Musculus extensor lobi externi;
emd, Musculus extensor mandibulae;
emx, Musculus extensor maxillae;
epl, Musculus extensor palpi labii;
epm, Musculus extensor palpi maxillaris;
et, Musculus extensor tibiae;
etrI, Musculus extensor trochanteris prothoracis;
etrIIa, b, c, d, e, Musculi extensores trochanteris mesothoracis *a, b, c, d, e*;
etrIIIa, Musculus extensor trochanteris metathoracis anterior;
etrIIIi, Musculus extensor trochanteris metathoracis inferior;
etrIIIm, Musculus extensor trochanteris metathoracis medius;
etrIIIp, Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior;
etrmin, Musculus extensor trochanteris minor;
ex, Musculus expirator;
fa, Musculi flexores alae;
fan, Musculus flexor antennae;
fap, Musculi flexores articuli palpi maxillaris;
fcIa, b, Musculi flexores coxae prothoracis *a, b*;
fcIIa, b, c, Musculi flexores coxae mesothoracis *a, b, c*;
flm, Musculus flexor lobi externi;
fmd, Musculus flexor mandibulae;
fmxa, Musculus flexor maxillae anterior;

fmxp, Musculus flexor maxillae posterior;
fmxs, Musculus flexor maxillae superior;
ft, Musculus flexor tibiae;
fta, Musculus flexor tarsalis;
ftrIIIl, Musculus flexor trochanteris metathoracis lateralis;
ftrIIIm, Musculus flexor trochanteris metathoracis medius;
ftrIIIp, Musculus flexor trochanteris metathoracis posterior;
ftrIIImaj, Musculus flexor trochanteris major;
ftrIIImin, Musculus flexor trochanteris minor;
fu, Musculus flexor unguium;
fucIII, Musculus furco-coxalis metathoracis;
fudIII, Musculus furco-dorsalis metathoracis;
fulII, Musculus furco-lateralis mesothoracis;
fulIII, Musculus furco-lateralis metathoracis;
le, Musculus levator elytrae;
lge, Musculus levator glossae externus;
lgi, Musculus levator glossae internus;
lh, Musculus levator capitis horizontalis;
ll, Musculus levator labri;
lla, Musculus levator labii;
lm, Musculus levator mesothoracis;
lpr, Musculus levator prothoracis;
ltaIII, Musculus lateralis metathoracis anterior;
ltmIII, Musculus lateralis metathoracis medius;
ltpIII, Musculus lateralis metathoracis posterior;
lv, Musculus levator capitis verticalis;
mdIII, Musculus medianus metathoracis;
msi, Musculus mesonoti inferior;
mss, Musculus mesonoti superior;
ra, Musculus relaxator alae;
re, Musculus relaxator extensoris;
rtf, Musculus rotator femoris;
rti, Musculus rotator capitis inferior;
rtp, Musculus rotator prothoracis;
rts, Musculus rotator capitis superior;
rtrm, Musculus retractor mesothoracis;
rtrp, Musculus retractor prothoracis;
ta, Musculi transversales abdominis;
tp, Musculus tentorio-pharyngealis;
vae, Musculi ventrales abdominis externi;
vai, Musculi ventrales abdominis interni;
val, Musculus ventrales abdominis lateralis;
vam, Musculi ventrales abdominis medii.

Die Entwicklung des Copulationsapparates von Agrion.

Ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Odonaten.

Von

Paul Backhoff.

Mit 29 Figuren im Text und Tafel XXI.

Inhaltsübersicht.

Seite
Einleitung 647
Historisches 649
Material und Methodisches 651
Der Entwicklungsgang der Larven 653
Kurze Beschreibung des ausgebildeten Apparates 657
Entwicklung des Copulationsapparates 659
    Allgemeines zur Entwicklung 659
    Erster Entwicklungsabschnitt 662
    Zweiter Entwicklungsabschnitt 664
    Dritter Entwicklungsabschnitt 666
        Vorbemerkung 666
        Erster Unterabschnitt 667
        Zweiter Unterabschnitt 668
        Dritter Unterabschnitt 672
    Vierter Entwicklungsabschnitt 689
Muskulatur 689
Morphologische Deutung 696
Anhang 701
Literaturverzeichnis 703
Erklärung der Abbildungen 704
Nachträge 705

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt in ihrem Hauptinhalt die Entwicklung des eigenartigen und in dem ganzen Kreise der Hexapoden derart nur einzig vorkommenden Begattungsapparates der Libellen. Allerdings beschränken sich die Untersuchungen auf die ursprünglicheren Formen der Odonaten, die Zygopteren, und sind hier an der Gattung *Agrion* durchgeführt.

In den verschiedentlichen Untersuchungen, wie sie einerseits über die Entwicklung der Libellen und ihrer Larven, anderseits über die der Genital- und Copulationsorgane der verschiedenen Insektengruppen angestellt wurden, sind die Verhältnisse dieses Apparates immer unberücksichtigt geblieben. — Erstere erstrecken sich zum größten Teil allein auf die Embryonalperiode, während der Copulationsapparat eine durchaus postembryonale Entwicklung durchmacht, und in den wenigen Arbeiten, in welchen sich Angaben auch über die Larvenentwicklung nach dem Verlassen der Eihüllen finden, sind nur andre Verhältnisse herangezogen worden. In letzteren ist der Begattungsapparat wohl deshalb außer acht gelassen, weil er wegen seines in seiner Art isolierten Vorkommens keine Beziehung zu dem gleichnamigen Organ andrer Insektengruppen aufweist. — Es liegen also bisher noch keine Angaben über den Entwicklungsgang dieses Apparates vor.

Auch eine Deutung des Copulationsapparates in morphologischem Sinne war nach den bisherigen rein morphologischen und anatomischen Untersuchungen, wie sie von einigen Forschern gemacht sind, in keiner Weise gegeben. Wenn hier überhaupt eine solche für dieses eigentümliche am zweiten und dritten Abdominalsegment gelegene und weit von dem Genitalporus getrennte Begattungsorgan zu geben und zu finden war, so konnte dieses nur mittels seiner Entwicklungsgeschichte geschehen.

Die Unkenntnis des Entwicklungsganges und die Möglichkeit einer aus ihm abzuleitenden morphologischen Deutung des Apparates waren die Hauptgesichtspunkte, aus denen die Arbeit entsprang, und die sie in erster Linie verfolgt.

Da sich des weiteren aber auch einige Beobachtungen über den Verlauf und die Dauer des gesamten äußeren postembryonalen Entwicklungsganges der Larven als notwendig erwiesen, ebenfalls Untersuchungen über die Muskulatur des Abdomens erforderlich waren, so habe ich der Arbeit noch je einen Abschnitt über diese Gebiete angegliedert. Ich glaube hierzu um so mehr berechtigt zu sein, weil in der Literatur hierüber teils gar keine, teils nur vage und auseinander gehende Angaben sich finden.

Die Arbeit wurde auf Veranlassung und unter Leitung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Ehlers, ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle Herrn Geh.-Rat Ehlers für die mannigfache Anregung und Förderung, die er mir zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Historisches.

Die Literatur, welche sich mit den Begattungsorganen der Libellen befaßt, ist nur sehr gering. Zwar gibt schon HAGEN 1850 (SELYS-LONGCHAMPS-HAGEN, Revue des Odonates d'Europe) ein resumé sur l'accouplement des libellulidées, worin er 25 Arbeiten früherer Autoren anführt; doch kommen hiervon für die folgenden Ausführungen nur fünf des näheren in Betracht, da nur sie sich spezieller mit den Begattungsorganen befassen. In den übrigen, zumal den älteren dieser aufgezählten Arbeiten, legen die Autoren mehr Gewicht auf eine möglichst eingehende, ja bisweilen äußerst poetische Schilderung der Copulation und aller begleitenden Nebenumstände.

Als älteste dieser in Frage stehenden fünf Arbeiten sind RÉAUMURS »Mémoires pour servir à l'histoire des insectes« von 1748 zu nennen. RÉAUMUR gibt hierin als erster eine genauere und im allgemeinen wahre Beschreibung eines männlichen Libellenbegattungsapparates.

Eine ausführlichere und eingehendere Untersuchung speziell des gesamten Genital- und Copulationsapparates aller verschiedenen Gruppen der Libellen, auch mit Hinzuziehung anatomischer Verhältnisse, hat sich dann RATHKE zur besonderen Aufgabe gemacht. Seine Resultate hat er in einer unter diesem Sondertitel erschienenen Arbeit 1832 veröffentlicht: De libellularum partibus genitalibus.

Diese seine auch allen künftigen Untersuchungen über den Genital- oder Copulationsapparat der Libellen noch zugrunde zu legende Schrift zerfällt in drei Teile:

I. De partibus genitalibus femineis.
II. De partibus genitalibus virilibus.
III. De libellularum functione genitali.

RATHKE gibt in Teil I und II eine ausführliche Beschreibung der inneren und äußeren Organe und bei den Männchen nicht nur des am Anfang des Abdomens gelegenen Copulationsapparates, sondern auch der Appendices, der Haltezangen und Anhänge am Körperende. — Seine Untersuchungen hat er durchgeführt an den Formen:

Libellula aënea, *Aeschna grandis*,
Libellula flaveola, *Agrion virgo* (*Calopteryx*),
Libellula depressa, *Agrion puella*.

Es sind also von ihm alle drei Unterfamilien der Odonaten berücksichtigt worden.

Burmeister beruft sich bei der in seinem 1838 erschienenen Handbuche der Entomologie gegebenen Beschreibung des Libelluliden-Copulationsapparates auf Rathkes bessere und ausführlichere Arbeit.

1840 gibt v. Siebold in seinem Aufsatze »Über die Fortpflanzungsweise der Libellulinen« noch einige Ausführungen zu dem Begattungsapparate, welche etliche morphologische Erweiterungen bringen, wie die verschiedene Ausgestaltung des Vorderendes des Penis, der Glans penis, sonst aber sich hauptsächlich auf die den einzelnen Teilen bei der Begattung zukommende Funktion erstrecken. v. Siebold sagt, daß dem Penis nicht allein, wie von Rathke und andern früheren Autoren behauptet war, eine Reizfunktion, sondern auch die Übertragung des Spermas zukomme.

In der anfangs erwähnten Revue des Odonates d'Europe gibt Hagen selbst nur «une traduction presqu' entière de l'excellent mémoire de monsieur de Siebold».

Abgesehen von einigen kurzen, eigentlich nur orientierenden Bemerkungen neueren Datums, bleibt nur noch eine Arbeit, die sich ausführlicher mit dem Copulationsapparat der Libelluliden beschäftigt: Ingenitzky, Zur Kenntnis der Begattungsorgane der Libelluliden (Zool. Anzeiger 1893).

Ingenitzky hat die in Frage stehenden Organe von *Aeschna grandis* und *Aeschna cyanea* einer eingehenden Untersuchung unterzogen und vermochte infolge der vervollkommneteren Untersuchungsmethoden einige Irrtümer Rathkes und Burmeisters zu berichtigen. Besonders hat er die anatomische Kenntnis dieser Organe erweitert.

Ist schon die Literatur über die Copulationsorgane der Libellen gering, so ist die über die postembryonale Entwicklung der Larven und Imagines noch dürftiger. In einem Sammelreferate »Léon Dufour über die Larven der Libellen mit Berücksichtigung der früheren Arbeiten« (Stettiner Entomologische Ztg. 1853) bringt Hagen eine ausführliche Zusammenstellung aller bis dahin auf die Larven bezughabenden Veröffentlichungen. In allen aber handelt es sich meist um Beschreibung und Determiniation einzelner Species, sowie um anatomische Verhältnisse der Larven; Angaben über Entwicklung finden sich nur wenig und sind fast immer allgemeinerer Natur. Auch in der neueren Literatur findet sich hierüber nur weniges; doch sind hier zu nennen die Arbeiten von Heymons: »Grundzüge der Entwicklung des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden« (Abhandlungen der Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1896) und: »Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven« (Ann. des k. k. Naturhist.

Hofmuseums Wien 1904), in denen sich verschiedene Angaben über jüngere Larvenstadien und Entwicklung finden, auch über Zygopteren, von welchen Formen in der älteren Literatur nichts gesagt wird.

Über Material und Methodisches.

Das Material zu meinen Untersuchungen entnahm ich größtenteils ein und demselben Tümpel in der Umgebung Göttingens, einmal um immer möglichst dieselbe Species zu bekommen, dann auch, weil ich so bei den stets gleichen physischen Verhältnissen ein besseres Bild von der zeitlichen Entwicklung bekommen konnte.

Daß sich meine Untersuchungen gerade auf die Zygopteren erstrecken, hat mehrfachen Grund. Die Zygopteren haben sich nach Heymons und andern Autoren unter den Odonaten die ursprünglichsten Organisationsverhältnisse bewahrt. Es ist darum zu vermuten, daß auch ihr Copulationsapparat, der ja in nicht unbeträchtlicher Weise von dem der Libelluliden und Aeschniden abweicht, den ursprünglicheren Zustand darstellt. Dementsprechend mußten auch in der Entwicklung primitivere Verhältnisse vorherrschen, die ev. am ehesten zu einer morphologischen Deutung des Copulationsapparates führen konnten. Andre, allerdings rein äußere Gründe lagen darin, daß mir das Material von *Agrion* am leichtesten und in ausreichender Menge stets zu Gebote stand und darin, daß sich diese Larven bei ihrer geringeren Größe und wegen ihres dünneren Chitins leichter verarbeiten ließen als die der Anisopteren.

Nachdem mir durch Zucht gelungen war, die Larve von *Agrion minium* Harr. zu determinieren, habe ich mich bemüht, eine möglichst kontinuierliche Reihe von Entwicklungsstadien gerade dieser Art zu bekommen, um ein möglichst einheitliches und klares Bild der Entwicklung des Copulationsorgans zu erhalten. — Im übrigen sind, wie die Zuchtresultate und der Fang der Imagines an besagtem Tümpel selbst ergaben, wohl nur noch *Agrion puella* L., *Agr. cyathigerum* Charp. und *Agr. hastulatum* Charp. bei den Untersuchungen zur Verwendung gekommen. Die Entwicklung des Copulationsapparates dieser Formen zeigt mit der von *Agrion minium* fast genaue Übereinstimmung.

Eine Unterscheidung der männlichen und weiblichen Larven war leicht durch die an dem Genitalporus befindlichen Gonapophysen. Zuseiten der männlichen Geschlechtsöffnung erheben sich nur zwei kleine, nach hinten gerichtete spitze Stacheln. Bei den weiblichen Larven von *Agrion* findet man in jüngsten Stadien ein Paar, zu denen jedoch bald ein zweites und bei älteren Stadien noch ein drittes Paar sich dicht überlagernder, nach hinten gerichteter zapfenartiger Gonapophysen kommen, von denen die beiden ersten dem neunten, das letzte dem achten Segment angehört. Es ist dieses die Anlage zu dem bei den Agrioniden vorhandenen Legeapparate. — Die mit einem Gazenetz leicht zu fangenden Larven wurden teils in heißem Sublimat-Eisessig abgetötet und nach Auswaschen mit Jod-Jodkalium in 70 %-igem Alkohol verwahrt, teils wurden sie zur Beobachtung der weiteren Entwicklung in kleineren, mit etwas Pflanzenwuchs ausgerüsteten Wassergefäßen zu dreien oder vieren gehalten[1].

Einigermaßen umständlich war die Fütterung; da die Tiere nur sich bewegende Nahrung annehmen, mir solche aber in geeigneter Weise nicht ausreichend zu Gebote stand, so spießte ich kleine Stückchen von einem zerschnittenen Regenwurm auf eine feine Nadel, welche ich dann so lange vor den Larven langsam hin und herbewegte, bis sie plötzlich zufuhren und das Fleischstückchen erfaßten. Anfangs etwas scheu, gewöhnten sie sich, durch Hunger getrieben, sehr bald an diese Fütterungsmethode. Die älteren Tiere hielten auf diese Art gut aus; je jünger sie aber waren, desto schwieriger gestaltete sich ihre Haltung. — Die späteren Stadien häuteten sich leicht und kamen auch zum Schlüpfen. Wenn dieser Zeitpunkt sich näherte, was an der Färbung und einer gelinden Streckung des Abdomens kenntlich wurde, dann wurden die Larven in kleine flache Gefäße gesetzt und ihnen durch Ästchen oder dgl. Gelegenheit geboten, das Wasser zu verlassen und ziemlich senkrecht emporzukriechen. Verschiedentlich konnte ich nämlich beobachten, daß das Schlüpfen nur dann glatt und für die Imagines schadlos vonstatten ging, wenn das schlüpfende Tier an einem möglichst aufrechten Gegenstand emporkriechen konnte.

Die Entwicklung des Copulationsorgans wurde zumeist an vollständigen Serienschnitten — sowohl Längs- wie vor allem Querschnitten — verfolgt, wobei das Chitin der Larven beim Schneiden relativ wenig Schwierigkeiten bot. Dahingegen war es ungewöhnlich schwierig, von einer völlig ausgebildeten Imago eine einigermaßen brauchbare Schnittserie zu erhalten, denn das Chitin des ausgebildeten Begattungsapparates ist so dick und hart, daß es stets beim Schneiden splitterte und dann die Schnitte zerrissen wurden. Die Entwässerungsmethode war die übliche mit Alkohol; mit Aceton angestellte Versuche ergaben wenig zufriedenstellende Resultate. Aus Karton nach den Schnittserien hergestellte Rekonstruktionsmodelle, besonders von den späteren Stadien, trugen viel zum Verständnis und zur klaren Veranschaulichung der nicht ganz einfachen Verhältnisse bei. Für die jüngeren Entwicklungsstufen genügten statt deren Totopräparate. Sie wurden hergestellt, indem die Sternite herausgetrennt und nach Entfernung der Muskulatur in üblicher Weise gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Als Färbemittel genügte hier wie dort Hämatoxylin oder Boraxkarmin.

---

[1] Die Tiere müssen dabei von ungefähr gleicher Größe sein, da sonst leicht die größeren Larven die kleineren überfallen und fressen.

Über den Entwicklungsgang der Larven.

Da es bei der Entwicklung des Copulationsapparates darauf ankam, ihren Beginn zeitlich festzulegen, was nur durch Bestimmung einzelner Häutungsstadien geschehen konnte, da ferner auch für einige in Betracht kommende Fragen die Untersuchung jüngerer und jüngster Larvenstadien erforderlich war, so ließ ich es mir angelegen sein, den Entwicklungsgang der Larven vom Verlassen des Eies bis zum Schlüpfen der Imago in seinen einzelnen Stadien festzulegen und die Zahl der Häutungen zu bestimmen, welche ja in den verschiedenen Insektengruppen differiert und selbst unter den Odonaten nicht überall die gleiche zu sein scheint. — Den ganzen Entwicklungsgang der Larven im Zimmer in den Züchtungsgläsern zu verfolgen und so nicht nur die Zahl, sondern auch die Dauer der einzelnen Entwicklungsperioden zu konstatieren, war mir leider nicht möglich, da die Tiere trotz sorgfältiger Pflege um so leichter eingingen, je jünger sie waren. Aus dem Ei geschlüpfte Larven waren stets bis zum dritten Tage abgestorben. Mangel an geeignetem Futter kann darum nicht die Ursache des Hinsterbens gewesen sein, da nach Tschuproff während der ersten Woche des larvalen Lebens eine äußere Ernährung noch nicht notwendig ist, denn während dieser Zeit funktioniert das während der Embryonalzeit entstandene Darmepithel, indem die in den Vitellophagen aufgespeicherten Dotterkugeln zur Ernährung ausreichen.

Ich mußte mich also zwecks Feststellung der einzelnen Häutungsstadien auf Messungen beschränken, Messungen, welche sich auf die Körperlänge und auf die Länge der Flügelstummel erstreckten[1]. Letztere wurden nicht in ihrer absoluten Länge gemessen, es erschien vielmehr vorteilhafter, ihre relative Größe, d. h. ihre Erstreckung im Vergleich zu den Thorax- und Abdominalsegmenten zu bestimmen. Es ergeben aber diese Messungen, und besonders die der Körpergröße, keineswegs feste unverrückbare Ziffern, denn je nachdem die Segmente mehr oder weniger kontrahiert und ineinander geschoben sind, kann man für ein und dieselbe Larve bei verschiedenen Messungen nicht unwesentliche Unterschiede erhalten. Dazu kommt noch, daß besonders die letzten larvalen Stadien ein ziemlich differentes Wachstum haben. So läßt sich erst aus der Kombination beider Messungen der Entwicklungsgang konstruieren. Die Körpermaße allein würden für die späteren Stadien ganz illusorisch sein, doch ist gerade für sie die Länge der Flügelstummel ein um so charakteristischeres Unterscheidungsmerkmal; bei den jüngsten Stadien hingegen, wo diese noch nicht vorhanden sind, müssen die Körpermaße allein den Ausschlag geben. Da aber eben hier die Wachstumsverhältnisse naturgemäß noch ziemlich die gleichen sind, und auch die Kontraktion der Segmente noch keine bedeutsame Rolle spielt, so lassen sich die jüngsten Stadien allein durch ihre Größe deutlich unterscheiden. Am schwierigsten liegen die Verhältnisse bei den mittleren Stadien. Einmal werden hier die Längenmaße des Körpers schon durch differentes Wachstum und Segmentkontraktion beeinflußt, und ferner ist die Zunahme der Flügelstummel von Häutung zu Häutung noch nicht eine derartige, daß deren Erstreckung nicht durch die variable Kontraktion der Segmente merklich beeinträchtigt würde. Immerhin glaube ich doch durch die in sehr geringen Zeitintervallen gemachten Fänge alle Stadien bekommen und gemessen zu haben und auch durch die sehr große Zahl der angestellten Messungen, sowie deren verschiedenartige Kombination zu einem sicheren Resultate gekommen zu sein.

---

[1] Über Flügelstummel und Flügelscheiden s. Deegener, Metamorphose der Insekten. S. 43 Anm.

Nach meinen Befunden zählt die Larvenperiode neun Stadien mit sieben Häutungen, wobei das Schlüpfen der Imago nicht als Larvenhäutung mitgezählt worden ist. Bezüglich der angegebenen Körpermaße möchte ich noch bemerken, daß sie sich auf Kopf + Thorax + Abdomen mit Ausschluß der Kiemenanhänge (Appendices) beziehen. — Die jungen, eben dem Ei entschlüpften Tiere (was meist Mitte bis Ende Juli geschah), welche also das erste Stadium repräsentieren, hatten eine Größe von 1,2 mm. Für die folgenden Stadien seien das Maximal- und Minimalmaß und der aus ihnen gezogene Durchschnitt angegeben.

Stad. II. Minim. 2,5 mm
Maxim. 2,9 -
Mittel 2,7 mm

Stad. III. Minim. 3,9 mm
Maxim. 4,6 -
Mittel 4,2 mm

Stad.	IV.	Minim.	5,4 mm
		Maxim.	5,8 -
		Mittel	5,6 mm
Stad.	V.	Minim.	6,6 mm
		Maxim.	7,5 -
		Mittel	7,0 mm

Des weiteren verwischen sich die Grenzen der einzelnen Stadien in den Körpermaßen, und es ist daher zwecklos, diese Tabelle noch weiter fortzuführen.

Vergleicht man in obiger Tabelle die Unterschiede der Maximalgröße des einen mit der Minimalgröße des nächstfolgenden Stadiums und ebenfalls die Differenzen der Durchschnittsmaße zweier aufeinander folgender Stadien, so zeigen diese Ziffern eine Gesetzmäßigkeit, welche wohl zur Genüge für die Richtigkeit der aufgestellten Stadien spricht. Differenz von Maximalgröße und Minimalgröße zweier folgender Stadien:

Stad.	I—II	1,3 mm
-	II—III	1,0 -
-	III—IV	0,8 -
-	IV—V	0,8 -

Differenz des Durchschnitts zweier aufeinander folgenden Stadien:

Stad.	I—II	1.5 mm
-	II—III	1,5 -
-	III—IV	1,4 -
-	IV—V	1,4 -

Nach der Länge der Flügelstummel, welche die letzten Stadien allein charakterisiert, lassen sich folgende Stadien bestimmen:

(III) Flügelstummel eben angelegt.

(IV) Flügelstummel erreichen $^2/_3$ der Länge des dritten Thoraxsegmentes.

(V) Sie erreichen die Grenze des Thorax oder überragen diese um ein sehr geringes.

(VI) Sie erreichen $^1/_2$—$^2/_3$ der Länge des ersten Abdominalsegmentes.

(VII) Sie reichen bis zu $^1/_3$ der Länge des zweiten Abdominalsegmentes.

(VIII) Die Flügelstummel erstrecken sich bis zum Ende des zweiten Abdominalsegmentes oder ragen etwas darüber hinaus.

(IX) Die Flügelstummel reichen bis zur halben Länge des vierten Abdominalsegmentes.

Diese nach Länge der Flügelstummel aufgestellten Stadien fallen mit denen nach der Körpergröße festgesetzten derart zusammen, wie die in den Klammern vorgesetzten römischen Ziffern angeben. Die Stadien VII—IX habe ich selbst vielfach bei ihren Häutungen verfolgen können, so daß der vielleicht etwas groß erscheinende Sprung im Anwachsen der Flügelstummel von Stadium VIII zu IX zweifellos ist; er ist ja auch erklärlich, wenn man bedenkt, daß IX das letzte präimaginale Stadium ist.

Bezüglich der Dauer der einzelnen Stadien vermag ich Bestimmtes nur über dieses letzte präimaginale Stadium anzugeben. Die letzte Larvenhäutung aller von mir 1908 beobachteten Larven fiel in die zweite Hälfte des April (14.—30.). Das Schlüpfen der Imagines fand stets genau 4 Wochen später statt. Einige Beispiele mögen dieses genau erläutern:

Häutung	10. IV. 07	Schlüpfen	10. V. 07
	11. IV. 07		14. V. 07
	25. IV. 08		23. V. 08
	16. IV. 08		17. V. 08
	29. IV. 08		28. V. 08.

Über die Entwicklung der Odonatenlarven ganz allgemein sagt Réaumur folgendes: «La plûpart des nymphes, et tous peut-être, doivent vivre dix à onze mois sous l'eau avant que d'être en état de se transformer en demoiselles; je ne sais pourtant, si on n'a pas en Automne des demoiselles, qui viennent d'œufs pondus au Printemps: les nymphes qui passent sous l'eau les mois les plus favorables à l'accroissement, doivent croître plus promptement que les autres. Quoi qu'il en soit depuis le mois avril jusqu'à la fin de septembre et même jusqu'au milieu d'octobre, il y a journellement des nymphes qui se métamorphosent en demoiselles. Les transformations de celles de certaines espèces ne m'ont pourtant paru arriver que dans certains mois.» Im allgemeinen haben diese Bemerkungen wohl ihre Richtigkeit, doch glaube ich kaum, und vermag es für *Agrion* bestimmt zu behaupten, daß bei irgend einer Gattung der Odonaten sich aus den im Sommer abgelegten Eiern die Imagines noch im Herbste selbigen Jahres entwickeln, denn nie war unter den im Spätsommer oder Herbst in großer Menge gefangenen *Agrion*-Larven ein IX. präimaginales Stadium. Für Aeschnidenlarven ist sogar eine mehrjährige Lebensdauer beobachtet worden. — Für die Agrioniden vollzieht sich der Entwicklungsgang im Kreislauf des Jahres folgendermaßen. Das Schlüpfen der Imagines findet meist im Mai, seltener schon Ende April und in noch geringerer Zahl erst im Anfang des Juni statt. Da die Imagines nun erst etwa 3 Wochen nach dem Schlüpfen geschlechtsreif werden, so erfolgt Begattung und Eiablage Ende Juni oder zu Anfang des Juli. Die Überwinterung der Larven geschieht meist im Stadium VII, doch fanden sich auch bei Fängen im Dezember Larven des VI. und seltener solche im VIII. Stadium.

Bezüglich näherer Angaben über einige morphologische und anatomische Verhältnisse der jüngeren Larven, verweise ich auf die oben angeführten Arbeiten von HEYMONS.

Kurze Beschreibung des ausgebildeten Copulationsapparates der Imago.

Bevor ich nun zu den längeren Ausführungen über Anlage und Entwicklung des Begattungsapparates schreite, sei hier noch eine kurze, großzügige Beschreibung des fertig ausgebildeten Organs der Imago gegeben. Seine Kenntnis erleichtert wesentlich das Verständnis der komplizierten Entwicklung, indem durch die Beziehung irgend einer Anlage auf ihre definitive Ausgestaltung im ausgebildeten Organ ihre Bedeutung oft ohne weiteres einleuchtet. Ferner können hierdurch in vielen Fällen Darstellung und Ausdruck genauer präzisiert werden, was ebenfalls der Klarheit und Deutlichkeit der Verhältnisse zugute kommt.

Der Copulationsapparat der männlichen Agrioniden ist an der Ventralseite des zweiten und dritten Abdominalsegmentes gelegen, in einer vom Sternit des zweiten und der vorderen Partie des dritten Segmentes gebildeten Einsenkung, die besonders in der vorderen Hälfte des zweiten Segmentes eine verhältnismäßig große Tiefe erreicht, so daß sie an der am weitesten in das Körperinnere eingesenkten Stelle sich bis zum Darm erstreckt. Die hintere Hälfte der Einsenkung des zweiten Segmentes und die des dritten bildet nur eine flache Mulde. Ihr soll daher die Bezeichnung »sternale Mulde« beigelegt werden, während die vordere, durch ihre große Tiefe ausgezeichnete Partie der Einsenkung als »Penistasche« bezeichnet werden soll. Eingelagert in diese Einsenkung des Sternits und sie zum großen Teile ausfüllend, sind die beiden Hauptgebilde des Begattungsapparates, der Penis und die Samenkapsel (RATHKES Vesicula seminalis oder flaschenförmiges Organ) (Taf. XXI, Fig. 1 u. 2 *P.S.*). Der Penis ist ein langgestrecktes, ungegliedertes hohles Gebilde, das oral-dorsalwärts hakenförmig umgebogen erscheint, so daß man von zwei Schenkeln des Penis sprechen kann. Die Länge des dorsalen kürzeren Penisschenkels beträgt ungefähr nur $^1/_3$ von der des ventralen Schenkels, beide, allerdings von dem längeren Ventralschenkel nur etwas mehr als das vordere Drittel, stecken in der Penistasche, mit deren oral abschließender Wandung die orale Umbiegungsstelle des Penis verwachsen ist. (Schema III.) Der kürzere dorsale Schenkel wird durch den ventralen Schenkel völlig verdeckt und ist deshalb bei der Betrachtung des Copulationsapparates der Imago nicht ohne weiteres zu erkennen. Dieser kürzere dorsal gelagerte Schenkel ist in seiner caudalen Partie mit der Wandung der Penistasche verschmolzen, und zwar in der Weise, daß hier eine Kommunikation des Penislumens mit dem Körperinnern, und zwar mit der um den Darm herumgelegenen Blutlacune statthat. Der ventrale und freie Schenkel, dessen nicht in der Penistasche steckende Partie in der sternalen Mulde sich erstreckt, ist an seinem Ende, dem analen Penisende überhaupt, blind geschlossen. Hier ist er aber noch mit einer besonderen Bildung ausgestattet, die von Rathke und von v. Siebold in Anlehnung an die morphologische Bezeichnungsweise bei höheren Tieren Glans benannt wurde (Fig. 1 u. 2 *G.*), ein Name, der im folgenden beibehalten werden soll. Die Glans ist nur am äußersten Ende des Penis mit ihm verbunden, im übrigen ist sie ihm nur dicht dach- oder kappenförmig übergelagert. Ihre oralen seitlichen Enden sind bei den Calopterygiden in lange, kuhhornförmig geschwungene Fäden ausgezogen, bei den mir zu Händen gekommenen Agrioniden bildeten sie nur stumpfe Zipfel (Fig. 1 *G.*). Die ganze Glans ist nur schwach chitinisiert. Mit seinem analen Ende deckt der Penis ventral den oralen Teil der Samenkapsel[1] (Fig. 2). Vgl. dazu auch den letzten Absatz des III. Unterabschnittes vom dritten Entwicklungsabschnitt. Die Samenkapsel hat die Gestalt einer bauchigen Flasche, ihr dünner und schwacher Hals erstreckt sich in die sternale Mulde des zweiten Segments, während der bauchige Teil dem dritten Segment zugehört; nur letzterer ist mit dem Sternit verwachsen, der Halsteil ist frei. Wie schon der Name sagt, ist die Samenkapsel ein Hohlgebilde. Von starkem und festem Chitin gebildet, ist sie innen von einer dünnen Hypodermisschicht ausgekleidet, im Halsteil jedoch finden sich spongiöse Zellmassen, zwischen denen entlang sich ein von dem Hohlraum des bauchigen Teiles ausgehender feiner Kanal hinzieht, um am oralen Ende des Halsteiles in einer spalt- oder schlitzförmigen Öffnung ventral nach außen zu münden (Fig. 3 *Sp.*).

---

[1] In andern Fällen wird auch umgekehrt das Penisende ventral von dem Halsteil der Samenkapsel bedeckt. Fig. 3.

Die Ausdehnung der Penistasche wurde schon oben angegeben, zu ihrer weiteren Charakteristik ist noch folgendes hinzuzufügen. In ihrer vorderen Partie ist sie rings geschlossen, auch ventral, und erst längs ungefähr ihrer hinteren Hälfte ist sie ventral geöffnet. Von Rathke wurde das die Penistasche ventral abschließende Stück ihrer Wandung als ein besonderes Gebilde beschrieben und »lamina batilliformis« genannt. Analwärts läuft dies ventrale Stück der Wandung in zwei Zipfel aus, sie kommen dadurch zustande, daß das Stück nach hinten median geteilt ist, wodurch die ventrale Öffnung der Penistasche bedingt ist, und daß gleichzeitig durch eine laterale Ausbuchtung der Penistasche lateral das Hinterende des Ventralstückes der Wandung abgetrennt wird. Sichtbar sind diese Zipfel an dem Copulationsapparate bei einfacher Betrachtung ohne vorgenommene Anatomie nicht, da sie vollkommen verdeckt werden durch zwei relativ große, kräftige Chitinplatten, die ich wegen ihrer schildförmigen Gestalt, und weil sie auch teilweise den Penis noch überdecken, als »schildförmige Deckplatten« bezeichnen werde (Fig. 1 und 2 *schD.*). Von Rathke sind sie Valvulae benannt worden. An ihrer Lateralseite sind sie mit dem Sternit verwachsen. Oral vor den schildförmigen Deckplatten findet sich median noch eine besondere Einsenkung (Fig. 1 *vm E*), deren Grund durch die die Penistasche ventral abschließende Wandung gebildet ist. Diese Einsenkung soll in den folgenden Ausführungen unter der Bezeichnung »vordere mediane Einsenkung« verstanden werden. Sie erstreckt sich nicht nur bis zum Vorderrande des zweiten Segmentes, sondern ragt darüber hinaus ins erste Segment hinein. Mit dem Übertritt ins erste Segment schließt sie sich jedoch ventral und tritt ins Innere des Segments, so daß das hohlkegelförmige nach hinten geöffnete Vorderende der Einsenkung von außen nicht zu sehen ist. Das Vorderende der medianen Einsenkung bildet zugleich die orale Spitze des ganzen Copulationsapparates. Es bleiben jetzt nur noch zwei sichelförmige Häkchen zu erwähnen übrig, von denen sich je einer in einiger Entfernung analwärts von den schildförmigen Deckplatten am rechten und linken Rande der sternalen Mulde findet (Fig. 1 u. 2 *H.*).

Entwicklung des Copulationsapparates.

Allgemeines.

Durch die verschiedenen Häutungen der Larven sind in ihrem Entwicklungsgang fixe Punkte und zwischen ihnen Abschnitte gegeben, die gestatten, irgend einen bestimmten Entwicklungspunkt zeitlich ziemlich genau zu charakterisieren. Auf diese Weise können wir die erste Anlage der zu behandelnden Entwicklung festlegen und bekommen so einen Überblick über deren relative Dauer. Der Beginn der Entwicklung fällt in das siebente der oben aufgestellten Stadien, das zwischen vorletzter und drittletzter Larvenhäutung gelegen ist; es kommen also für die gesamte Entwicklung des Copulationsapparates die drei letzten Larvenstadien und der Imagozustand vom Schlüpfen bis zur völligen Ausbildung des Insekts in Betracht.

Die Einteilung der Entwicklung des Begattungsapparates in Abschnitte, wie sie durch die Häutungen gegeben sind, hat nur rein zeitliche Bedeutung. Denn es läßt sich keineswegs behaupten, daß der mit einer Larvenhäutung zusammenfallende jeweilige Entwicklungszustand des Organs nun gerade ein in der Umwandlung charakteristisches und gewissermaßen bis zu einem typischen Abschluß in der Bildung gewisser Teile gekommenes Stadium sei. Ja, es fallen auch die Entwicklungszustände verschiedener Larven bei der entsprechenden Häutung nicht genau miteinander zusammen.

Die Entwicklung vollzieht sich mit sich steigernder Intensität und Schnelligkeit. Während der ersten beiden Stadien und auch noch zu Anfang des dritten macht sie nur geringe Fortschritte, gegen Ende ihres dritten Stadiums aber, und somit der Larvenperiode überhaupt, drängt sich eine bedeutende Umwandlung auf einen bezüglich der ganzen Entwicklungsdauer des Copulationsapparates nur recht geringen Zeitraum zusammen. — Dementsprechend ist trotz des verhältnismäßig kompliziert gebauten Apparates auf der Außenfläche des Körpers in den verschiedenen Stadien von der Entwicklung des Copulationsapparates nur wenig zu bemerken. Die einzigen an den Larven wahrnehmbaren Bildungen sind — abgesehen von dem mehr oder weniger deutlicheren Durchschimmern des zu Ende des Larvenzustandes sich immer mehr vervollkommnenden Apparates — allein zwei kleine Vorwölbungen, ungefähr in der halben Länge der Ventralfläche des zweiten Segments, nahe der Mediane, die an den Exuvien als kleine ausgestülpte Täschchen erscheinen.

Auf die drei für die Entwicklung des Copulationsapparates in Betracht kommenden Larvenstadien VII, VIII, IX und das Imagostadium bis zur vollendeten Ausbildung des Insekts, welche oben schon des weiteren charakterisiert und determiniert sind, verteilt sich nun der Entwicklungsgang des Copulationsapparates in folgender Weise:

1. Entwicklungsabschnitt (Larvenstadium VII): Am zweiten und dritten Segment Bildung je einer sich ins Körperinnere ausdehnenden

Hypodermisverdickung; an der Außenfläche, d. h. an der Ventralfläche der Verdickung des zweiten Segments, etwa in seiner halben Länge, Entwicklung kleiner Vorwölbungen. Äußerlich ist an den Larven noch nichts zu bemerken, da die Vorwölbungen erst mit der Häutung zutage treten.

2. Entwicklungsabschnitt (Larvenstadium VIII): Die die Vorwölbungen bildenden Zellhaufen werden von medianwärts und analwärts her in ihrer Hauptausdehnung von dem übrigen Teil der Verdickung durch einen auftretenden Spalt abgehoben, der Spalt wird aber durch Chitin ausgefüllt. Von diesen Chitinlamellen ausgehend, Bildung zweier in oraler Richtung vorgreifender Furchen. Äußerlich sind die Vorwölbungen des zweiten Segments schwach bemerkbar.

Im Centrum der Flächenerstreckung der Verdickung des dritten Segments Ausbildung einer schwachen Einbuchtung.

3. Entwicklungsabschnitt (Larvenstadium IX): Fertige Ausbildung des ganzen Apparates; im zweiten Segment Ausbildung des Penis und der zugehörigen Teile, im dritten der Vesicula seminalis. Äußerlich sind die Vorwölbungen stärker und deutlicher ausgebildet.

4. Entwicklungsabschnitt (Stadium der ausgebildeten Imago): Weitere Einsenkung des Sternits und damit des Copulationsapparates.

Es sei gleich in dieser Vorbemerkung ein für die Entwicklung bedeutungsvoller Vorgang erwähnt. Die Partie der sternalen Hypodermis, an welcher sich die Entwicklung des Copulationsapparates vollzieht, löst sich im Verlauf derselben etwas von der Körpercuticula ab, der entstehende Zwischenraum und alle mit ihm in Verbindung stehenden, bei der Bildung auftretenden Spalten und Hohlräume füllen sich mit einer Flüssigkeit.

Anmerkung. Die auftretende Flüssigkeit entspricht demnach der Exuvialflüssigkeit der Insekten. TICHOMIROW[1] gibt an, daß die Exuvialflüssigkeit aus den MALPIGHIschen Gefäßen stamme, sich zwischen dem Epithel des Hinterdarmes und seiner Chitinintima sammle und von da unter die Cuticula vordringe. Diesen Ursprung kann in unserm Falle die Flüssigkeit nicht haben, da sie lokal am Vorderende des Abdomens und schon vor Beginn der allgemeinen Häutung der Larve auftritt. Es soll nach VERSON[2] und PLOTNIKOW[3] nun aber noch zwei andre Quellen für die Exuvialflüssigkeit geben, die VERSONschen Exuvialdrüsen und die Hypodermazellen selbst. Genauere Untersuchungen hierüber habe ich bezüglich dieses Falles nicht angestellt, doch fielen mir vereinzelt und unregelmäßig auftretende, eigentümliche, große drüsenartige Zellen auf, die in der Hypodermis lagerten; sie ähnelten denen, die PLOTNIKOW als Exuvialdrüsen bei Larven von *Tenebrio molitor* abgebildet hat. (Auch VOSS tut bei *Gryllus* solcher Zellen Erwähnung.) Es hat also den Anschein, daß sie die hier auftretende Flüssigkeit liefern. Ob sie aber, da ich diese Zellen nur relativ selten bemerkte, allein ihre Quelle sind, und nicht auch die andern Hypodermazellen in der von PLOTNIKOW beschriebenen Weise an ihrer Ausscheidung beteiligt sind, das muß vorerst dahingestellt bleiben.

---

[1] Grundzüge des praktischen Seidenbaues. Moskau 1895. (Russisch.)

[2] Observations on the structure of the Exuvial glands and the formation of the Exuvial Fluid in Insects. Zool. Anz. Bd. XXV. 1902.

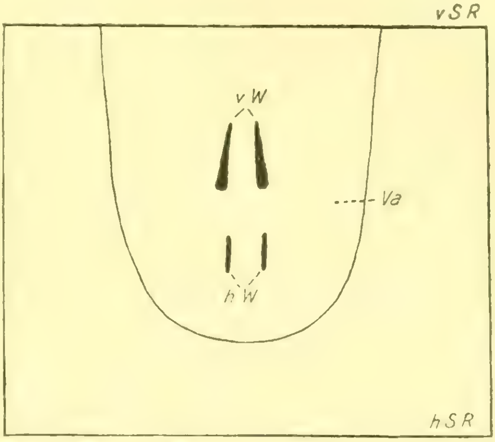
[3] Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.

Nachdem dann die Neubildung und Umformung der Hypodermis für das jeweilige Larvenstadium ihr Ende erreicht hat, bildet sich die neue Cuticula aus. Da diese Erscheinung den Häutungsvorgängen bei der Insektenhäutung entspricht, so läßt sich sagen, daß die Entwicklung des Copulationsorgans von einem partiellen Häutungsvorgang begleitet ist.

Erster Entwicklungsabschnitt.

Die erste Anlage des Copulationsapparates besteht aus zwei Hypodermisverdickungen, die sich gesondert voneinander am Sternit des zweiten und dritten Abdominalsegments entwickeln. In den jüngeren Larvenstadien läßt die Hypodermis dieser Segmente keinerlei Besonderheiten erkennen, sie gleicht der andrer Segmente. — Aus der Verdickungsanlage am zweiten Segment entwickeln sich der Penis, die schildförmigen Deckplatten und die sichelförmigen Häkchen (Fig. 1 u. 2 *P*, *schD*, *H*); aus der Verdickung des dritten Segments wird die Samenkapsel (Fig. 1 u. 2 *S*).

Dem Anschein nach vollzieht sich die Entwicklung der beiden hypodermalen Verdickungen in der Weise, daß zunächst die Hypodermiszellen sich strecken, daß dann durch eintretende Zellvermehrung an diesen Zellen die einschichtige Hypodermis mehrschichtig wird und so schließlich ein ganzes Zellpolster entsteht. Wenn auch mit Wahrscheinlichkeit, so kann doch nicht mit absoluter Gewißheit dieser Übergang zur Mehrschichtigkeit der Hypodermis behauptet werden, da auch nur wenig schräg zur Körperachse gelegte Schnitte leicht Täuschungen hervorrufen können. — Was die Ausdehnung der Verdickungen anbetrifft, so füllt mit seiner seitlichen Erstreckung das Zellpolster des zweiten Segments etwas mehr als das mittlere Drittel der Quere des Sternits aus (Schema I); die Verdickung des dritten Segments reicht dagegen in ihrer lateralen Erstreckung nicht ganz so weit. In ihrer oral-analen Erstreckung finden beide Anlagen ihre vordere Begrenzung in dem Vorderrande des ihnen zugehörigen Segments, dessen Hinterrand erreichen sie aber nicht, vielmehr erstreckt sich die Verdickung des zweiten Segments über ungefähr $^2/_3$, die des dritten nur etwa über etwa $^1/_3$ der ganzen Länge des Segments. Die absolute Größe des zweiten Segments der Larven dieses Stadiums beträgt ungefähr 0,9 mm in der Länge und 1,2—1,3 mm in der Breite.

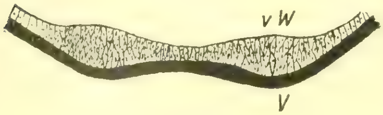


Schema I.

Anlage der Verdickung mit den paarigen vorderen und hinteren Wülsten am zweiten Abdominalsegment. *vSR*, vorderer Segmentrand; *hSR*, hinterer Segmentrand; *Va*, Verdickung; *vW*, vordere paarige Wülste; *hW*, hintere paarige Wülste.

Da nun an der Anlage des zweiten Segmentes an den Stellen, wo im Verlauf der weiteren Entwicklung Furchen auftreten, die Zellwucherung besonders stark ist, so wird die Verdickung nicht zu einem kissenartigen Polster mit gleichmäßig gewölbten Flächen, sondern es bilden sich an ihr Wülste und Vorwölbungen aus, die folgenden Verlauf und Lage haben: Auf der Dorsalfläche der Verdickung, d. i. die dem Körperinnern zugewandte Seite, zieht rechts und links in geringer Entfernung von der Mediane je eine wulstartige Erhöhung entlang (Schema I *vW*). In einiger Entfernung hinter dem Vorderrande der Verdickung beginnend, erstrecken sie sich ungefähr bis zur halben Länge des Segments. Ihre Richtung ist nicht der Mediane parallel, sondern sie divergieren caudalwärts ein wenig. Von vorn nach hinten nehmen sie stetig an Dicke zu und haben also an ihrem Ende die größte Stärke. Diese wulstartigen Erhöhungen sollen im folgenden als »paarige vordere Wülste« bezeichnet werden. Ihre Bedeutung ist nur eine vorübergehende; in der weiteren Entwicklung verschwinden sie, indem sie in andern Bildungen aufgehen. An der Stelle nun, wo die paarigen vorderen Wülste auf der Dorsalfläche ihr Ende und ihre größte Stärke erreichen, finden sich auf der Ventralfläche der Verdickung, der Außenfläche der Hypodermis, kleine, nach hinten abgerundete, nach vorn sich verflachende Vorwölbungen ausgebildet

(Textfig. 1 *V*, Querschnitt), was zu der Auffassung führen kann, daß die vorderen paarigen Wülste hier gleichsam die Verdickung durchdringen und auf ihrer Ventralfläche in diesen Vorwölbungen wieder zutage treten. Auch der caudal von diesen paarigen vorderen Wülsten gelegene Abschnitt der Verdickung des zweiten Segments weist an seiner Dorsalfläche zu beiden Seiten der Mittellinie je einen kleinen längsverlaufenden Wulst auf (Schema I *h. W.*). Sie sollen, da sie nicht als Fortsetzung der paarigen vorderen Wülste aufzufassen sind, als die »paarigen hinteren Wülste« bezeichnet werden. Letztere sind im Vergleich zu ersteren ungleich geringer. Auch sie haben nur vorübergehende Existenz.



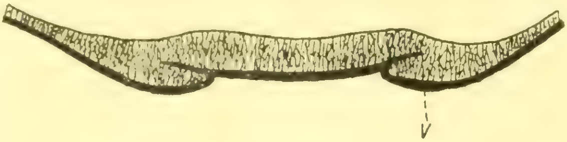
Textfig. 1.

Querschnitt durch die Verdickung des zweiten Abdominalsegmentes in der Region der ventralen Vorwölbungen zur Zeit des ersten Entwicklungsabschnittes. *V*, Vorwölbungen; *vW*, die paarigen vorderen Wülste. Etwa 100fache Vergr.

Die Anlage der Samenkapsel am Sternit des dritten Segments stellt sich in diesem Entwicklungsabschnitt als ein kissenartiges Zellpolster dar, dessen beide Flächen gleichmäßig schwach gewölbt sind und keinerlei Vorwölbungen, Wulstbildungen oder auch Einsenkungen aufweisen. In seiner der Flächenausdehnung nach mittleren Partie besitzt es die größte Mächtigkeit und verjüngt sich lateral- und analwärts gleichmäßig; oralwärts hingegen tritt eine solche Verjüngung seiner Dicke nicht ein, sondern, gleich wie die Anlage am zweiten Segment, weist auch diese Verdickung an ihrem Vorderrande eine gewisse Mächtigkeit auf.

Zweiter Entwicklungsabschnitt.

In diesem Entwicklungsabschnitte geschieht nur ein kleiner Schritt vorwärts in der Weiterbildung des Copulationsapparates. Die Fortentwicklung besteht in dem Auftreten von Furchen, die dort einsetzen, wo in ungefähr der halben Länge des Segments sich die genannten kleinen Vorwölbungen auf der Ventralfläche der Verdickung finden. In dem die diese Vorwölbungen ausmachenden Zellhaufen von der Medianseite und analwärts her zum größten Teile von der Verdickung abgehoben werden, entstehen kleine Furchen, die jedoch bald durch Chitinausscheidung ausgefüllt werden (Textfig. 2). Die auf solche Weise entstandenen Chitinlamellen stehen mit der unter der alten Exuvialhülle sich bildenden neuen Körpercuticula in Verbindung, so daß an diesem neuen Chitinskelet die Bildung das Aussehen eines etwas nach außen vorgestülpten Täschchens erhält. Nachdem durch diese Chitinlamellen gleichsam ein Keil in die bisher einheitliche und kompakte Zellmasse der Anlage am zweiten Segment getrieben ist, nimmt die hier begonnene Furchung ihren Fortgang. In oraler Fortsetzung der Chitinlamellen schreitet die Furchung in der Richtung der paarigen vorderen Wülste weiter vor, aber jetzt ohne daß eine Chitinausscheidung in den entstandenen Furchen erfolgt. Vorläufig sind die Furchen noch wenig tief, und sie verlaufen nur über eine kurze Strecke hin. — In dem anal von den Vorwölbungen gelegenen hinteren Abschnitt der Verdickung dieses Segments ist auf den Querschnitten eine Zellanordnung zu bemerken, welche anzeigt, daß auch hier auf der Ventralfläche, entsprechend dem Verlaufe der paarigen hinteren Wülste, Furchen auftreten werden. Während die ersterwähnten vorderen Furchen in oraler Richtung sich verlängern, läßt sich erkennen, daß diese in ihrer Entwicklung, wenigstens vorläufig, gerade in entgegengesetzter Richtung sich ausdehnen werden: nicht weit hinter den Vorwölbungen beginnend, werden sie von vorn nach hinten vorgreifen. Das Auftreten der Furchen, sowohl der vorderen als auch der hinteren, ist als erster Schritt in der Ausbildung des Penis anzusehen, indem nämlich die zwischen ihnen gelegenen und durch sie aus der Hypodermisverdickung herausmodellierten Stücke im Verlauf der weiteren Entwicklung zum Penis umgestaltet werden.



Textfig. 2.

Querschnitt durch die Region der Vorwölbungen am zweiten Segment nach Ausbildung der Chitinlamellen zur Zeit des zweiten Entwicklungsabschnittes. *V*, die durch die Chitinlamellen abgehobenen Vorwölbungen. Etwa 100fache Vergr.

In der Anlage der Samenkapsel am dritten Segment bildet sich während dieses Entwicklungsabschnittes an der Ventralfläche der Verdickung und ungefähr im Centrum ihrer Flächenausdehnung eine kleine, einer flachen Kugelkappe entsprechende Einsenkung.

Da mit der Ausdehnung der im ersten Entwicklungsabschnitt angelegten Hypodermisverdickungen die Größe des definitiven Apparates noch nicht erreicht ist, so findet während dieses zweiten und besonders während des dritten Abschnittes — was an dieser Stelle gleich vorweg bemerkt sei — neben der steten Umformung und Ausgestaltung der einzelnen Teile ein dauerndes Wachstum der ursprünglichen

Anlagen beider Segmente in der Längsrichtung statt, ein Wachstum, das fast bis zur völligen Fertiggestaltung des Copulationsapparater andauert. Die Anlage des zweiten Segments wächst sowohl in orales wie besonders in caudaler Richtung, während die des dritten nur ein orales Längenwachstum aufweist. Es wird somit die vordere Grenze des zweiten Segmentes überschritten, und die Bildung ragt — wie dies schon bei der Skizzierung des fertigen Apparates angegeben wurde —, von außen zwar nicht sichtbar, in das erste Segment hinein. Analwärts kommt es bei weiterem Wachstum der Bildung zu einem Kontakt und weiterhin zu einer Überlagerung mit der sich entwickelnden Samenkapsel, welche ihrerseits über die Vordergrenze des dritten Segments, dem ihre ursprüngliche Anlage zugehört, hinauswächst.

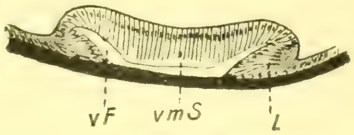
Dritter Entwicklungsabschnitt.

Vorbemerkung.

Da bis zum Beginn dieses Abschnittes die Entwicklung des Copulationsapparates noch wenig weit vorgeschritten ist, dieser dritte Entwicklungsabschnitt aber mit dem Schlüpfen der Imago abschließt, so vollzieht sich in ihm die Hauptausbildung des Begattungsapparates. Es wird nun wesentlich die Darstellung erleichtern, und eine bessere Orientierung in dem Wirrsal der ineinander greifenden bedeutenden Umwandlungen, welche die bisherige Anlage noch durchmacht, ermöglichen, wenn durch Fixierung bestimmter Punkte dieser Entwicklungsabschnitt eine Zerlegung in Unterabschnitte erfährt. — Eine Einteilung durch Herausgreifen etwaiger charakteristischer Stadien der Entwicklung ließ sich nicht leicht schaffen, denn bei der kontinuierlichen Umgestaltung aller Teile des Organs lassen sich Stadien als besonders charakteristisch nur schwer präsizieren. Da nun aber dieser dritte Entwicklungsabschnitt eine zeitliche Dauer von fast genau 4 Wochen umfaßt, so lag der Gedanke nahe, ihn in vier wöchentliche Unterabschnitte zu zerlegen: Larven 8, 14 und 21 Tage nach ihrer letzten Larvenhäutung abzutöten und ihren Entwicklungszustand zu bestimmen. Berechtigung erhält diese rein zeitliche Einteilung noch dadurch, daß die durch die Larvenhäutungen gegebene Zerlegung der gesamten Entwicklungsdauer des Copulationsapparates auch nur eine zeitliche ist und mit besonderen Stadien seiner morphologischen Gestaltung während der Entwicklung nicht zusammenfällt, wie schon oben ausgeführt wurde. Da auch zu Beginn dieses dritten Abschnittes die Entwicklung noch sehr langsam vorschreitet, so lassen sich die beiden ersten Unterabschnitte praktisch in einen zusammenfassen, so daß sich demnach für den Gesamtabschnitt folgende drei Unterabschnitte ergeben: Erster Unterabschnitt den 1. bis 14. Tag, zweiter den 15. bis 21. Tag nach der letzten Häutung umfassend. Der dritte Unterabschnitt reicht dann vom 22. Tage bis zum Schlüpfen der Imago.

Erster Unterabschnitt.

Larven, welche am 14. Tage nach der siebenten, ihrer letzten, Häutung abgetötet wurden, zeigten folgenden Stand in der Entwicklung des Copulationsapparates. Am Vorderende des zweiten Segmentes läßt die Zellanordnung der Verdickung deutlich erkennen, daß sich an ihrer Ventralseite bald eine flache Einsenkung ausbilden wird. Es ist dies die erste Anlage der bei dem fertig entwickelten Begattungsapparate der Imago vorhandenen vorderen medianen Einsenkung (Fig. 1 *vmE.*). Die im vorigen Entwicklungsabschnitt angelegten, oralwärts sich ausdehnenden vorderen Furchen (Fig. 4 u. 5 *vF.*) haben sich mehr und mehr verlängert und reichen jetzt bis dicht hinter die eben genannte, vorerst nur in der Zellanordnung angedeuteten Einsenkung (Fig. 4 *vmE*). Hier in geringer Entfernung vom Vorderrande der ganzen Anlage dringen sie nur erst ganz wenig in die Tiefe der Verdickung ein, werden jedoch in ihrem Verlauf nach hinten immer tiefer und breiter, bis sie mit der teilweisen Lostrennung der Vorwölbungen ihr Ende erreichen (Fig. 4 *V.*). Die Richtung, in der die Furchen immer tiefer in die Verdickung einschneiden, und die ich ihre »Furchungsrichtung« nennen will, ist eine dorsal-laterale[1] (Textfig. 3 *vF*). Der Längsverlauf der vorderen Furchen entspricht genau dem der paarigen vorderen Wülste, sie konvergieren nach dem Thorax zu, und es wird so durch sie ein keilförmiges Stück markiert, das vorerst als »vorderes medianes Stück« bezeichnet werden kann. (Fig. 4 *vm S.* Diese Figur stellt allerdings ein schon etwas weiter entwickeltes Stadium dar.) Es entwickelt sich aus ihm der orale Teil des Penis, soweit er in der Penistasche steckt, also sowohl der dorsale wie auch ein Teil des ventralen Schenkels. Das vordere mediane Stück hat wegen der lateral-dorsalen Furchungsrichtung der vorderen Furchen abgeschrägte



Textfig. 3.

Querschnitt durch die vordere Hälfte des zweiten Segmentes nach Ausbildung der vorderen Furchen zur Zeit des ersten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *vF*, vordere Furchen; *vmS*, vorderes medianes Stück; *L*, Lateralteile. Etwa 100fache Vergr.

---

[1] In der Fig. 3 und Schema II sind durch Linien und Bezeichnung *SchFig.* die Regionen angegeben, durch welche die Schnitte gelegt sind.

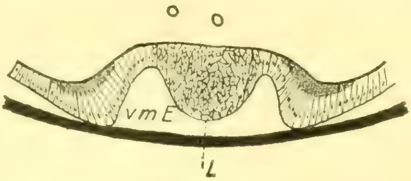
Seitenflächen, welche ventral von den gleichfalls durch die vorderen Furchen bedingten und die Schräge deren Furchungsrichtung keilförmig zugeschärften Lateralteile überdeckt sind (Textfig. 3 *L*). Aus den Lateralteilen gehen später die schildförmigen Deckplatten hervor (Fig. 1 *schD*); seitlich gehen die Lateralteile allmählich in die unverdickte Hypodermis des Sternits über (Textfig. 3 *L*); in der Tiefe der Furchen stehen sie längs ihrer ganzen Ausdehnung mit dem vorderen medianen Stück in Verbindung, was wohl kaum erwähnt zu werden braucht.

In dem analwärts von den Vorwölbungen gelegenen hinteren Teile der Hypodermisverdickung dieses Segments wird ebenfalls durch die auftretenden hinteren Furchen ein ziemlich breites Stück herausmodelliert, das ich vorerst »hinteres medianes Stück« benennen will (Fig. 4 *hm* S. Die Figur stellt ein schon etwas weiter entwickeltes Stadium dar). In ihm hat man die erste Entwicklungsstufe des caudalen Endes des längeren ventralen Penisschenkels zu erblicken. Die auftretenden hinteren Furchen sind zunächst noch von geringer Tiefe und verlaufen nur längs einer kurzen Strecke, doch läßt sich an den Querschnitten durch diese Bildung aus der Zellanordnung schon jetzt erkennen, daß die Furchung bald in eine Faltenbildung übergehen wird.

In der Anlage des dritten Segments hat sich die nur flache und geringe Einbuchtung ziemlich vertieft und auch etwas erweitert. Durch eine Streckung längs vorwärts hat sie ihre sphärische Gestalt verloren und ist oblong geworden; in der Richtung nach vorn verflacht sie sich.

Zweiter Unterabschnitt.

Da sich allmählich die formgestaltende Entwicklungsperiode des Copulationsapparates ihrem zeitlichen Ende nähert, so beginnt jetzt eine intensivere Umgestaltung der einzelnen angelegten Teile. — Die bisher nur angedeutete vordere mediane Einsenkung am Vorderende der Verdickung des zweiten Segmentes tritt jetzt wirklich in die Erscheinung. Ziemlich bald nach ihrer Ausbildung wächst ungefähr längs ihrer caudalen Hälfte darin eine Leiste empor, die an ihrem vorderen Ende ziemlich schmal ist, in ihrer hinteren Partie an ihrer Basis sich so verbreitert, daß sie die Einsenkung zum großen Teile ausfüllt (Textfig. 4). Diese Leiste wird in ihrer weiteren Entwicklung, wie gleich des näheren ausgeführt werden wird, zur oralen Partie der Penistasche ausgebildet. Indem nun die vorderen Furchen, deren Erstreckung schon bis dicht vor die vordere mediane Einsenkung reichte, sich noch weiter oral ausdehnen, greifen sie in die Leiste der vorderen medianen Einsenkung hinein. Die vorderen Furchen erfahren aber nicht nur in ihrer Längsrichtung eine Weiterbildung, auch ihre Vertiefung nimmt ständig zu, womit gleichzeitig eine Verbreiterung verbunden ist. Durch diese Umstände ist auch eine entsprechende Ausbildung der paarigen vorderen Wülste (Fig. 6 *vW*) bedingt, welche nicht nur an Dicke zunehmen, sondern auch in ihrer Längserstreckung eine Weiterbildung oralwärts erfahren; infolge ihrer Konvergenz treffen sie bald zusammen und verschmelzen auf eine kurze Strecke zu einem unpaaren median verlaufenden Wulste (Fig. 6 *vuW*). Diesem unpaaren Wulste entspricht ungefähr der Lage und Ausdehnung nach auf der Ventralfläche der Anlage die Leiste der vorderen medianen Einsenkung. Mit dem tieferen Einschneiden der vorderen Furchen im Verlauf der Entwicklung erfährt auch die Furchungsrichtung eine gewisse Änderung. Während sie nämlich anfangs in gerader Richtung dorsal-lateral vordrang, erfährt sie jetzt eine stumpfwinkelige Knickung, so daß die am tiefsten eingreifende Partie der Furchen jetzt fast lateral verläuft (der Beginn dieser Richtungsänderung ist in Textfig. 3 zu sehen). Die Verbreiterung der vorderen Furchen schreitet schon während dieses Entwicklungsunterabschnittes an ihrem analen Ende so weit vor, daß hier das ursprüngliche Aussehen einer Furche verloren geht und schon mehr von klaffenden Spalten gesprochen werden kann.

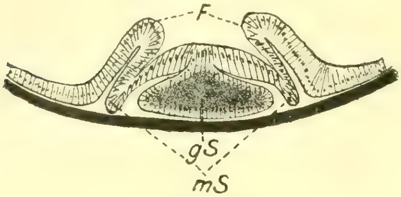


Textfig. 4.

Querschnitt durch die vordere mediane Einsenkung und die sich in ihr erhebende Leiste im Stadium des zweiten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *L*, Leiste; *vmE*, vordere mediane Einsenkung. Etwa 100fache Vergr.

Bevor nun das von den vorderen Furchen gebildete vordere mediane Stück zur weiteren Betrachtung kommt, soll zunächst auf die zu Beginn dieses Entwicklungsunterabschnittes erst ganz schwach ausgebildeten hinteren Furchen im hinteren Abschnitt dieser Anlage am zweiten Segment genauer eingegangen werden. Da die hinteren Furchen jetzt eine ziemlich beträchtliche Ausbildung und auch eine in oraler Richtung erfolgende Verlängerung erfahren, so treten sie bald mit den vorderen Furchen in direkte Verbindung. Hierdurch wird das hintere mediane Stück mit dem vorderen medianen Stück vereinigt, und beide verschmelzen miteinander zu einem einheitlichen medianen Stück (Fig. 4 u. 5 *vmS* und *hmS*), so daß jetzt für die Entwicklung des Penis nicht mehr zwei, sondern eine einheitliche Bildung gegeben ist.

Die zu Anfang dieses Unterabschnittes nur schwachen hinteren Furchen werden tiefer und länger. Während bei den vorderen Furchen die Furchungsrichtung dorsal-lateral sich erstreckte (Textfig. 3), ist sie bei den hinteren Furchen gerade entgegengesetzt gerichtet; in ein wenig geschwungener Linie verläuft sie dorsal-medianwärts. An ihrem oralen Ende — vor der Vereinigung mit den vorderen Furchen — ist ihr Eindringen nur gering, analwärts aber greifen sie immer tiefer ein, wobei aus den Furchen immer deutlicher sich Falten entwickeln (Textfig. 5 *F*). Wegen der entgegengesetzten Furchungsrichtung der hinteren und vorderen Furchen können beide bei ihrem Zusammentreffen nicht ohne weiteres ineinander übergehen, sie müssen sich vielmehr schneiden, der Schnittpunkt, bzw. bei noch weiterer oraler Ausdehnung der hinteren Furchen, die Schnittlinie, ist der Knick, den die Furchungsrichtung der vorderen Furchen aufweist. Durch das Zusammentreffen der vorderen und hinteren Furchen ist aber die Einheit des medianen Stückes hergestellt (Fig. 4 u. 5).



Textfig. 5.

Querschnitt durch die anale Region der Anlage des zweiten Segmentes nach Ausbildung der hinteren Furchen und des glandalen Stückes, Stadium des zweiten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *mS*, medianes Stück; *gS*. glandales Stück; *F*, Falten. Etwa 100fache Vergr.

Der Schwerpunkt in der Ausbildung der hinteren Furchen liegt an ihrem analen Ende, wo sie, wie eben erwähnt, in Falten übergehen (Textfig. 5 *F*), indem rechte und linke Falte sich stetig vergrößern und somit sich infolge ihrer medianen Richtung immer weiter einander nähern, kommt es schließlich zu einer Vereinigung beider in der Mediane (Fig. 6 *V F*.). Und zwar verschmelzen die dem Körperinnern zugekehrten dorsalen Wände der vorgetriebenen Falten, wodurch aus ihnen eine das Körperinnere begrenzende und nach außen abschließende Wand von muldenförmiger Gestaltung entsteht, die sternale Mulde (Textfig. 14 *stM*., Fig. 6 *stM*.). Die andern Faltenwände, welche ventral-medianwärts gelegen sind, vereinigen sich gleichfalls in der Mediane, schmiegen sich aber gleichzeitig dem medianen Stück an, mit dem sie verschmelzen. Auf diese Weise kommt es durch die Falten zu einer Lostrennung der analen Partie des medianen Stückes. Diese Lostrennung schreitet mit der weiteren Ausbildung der Falten in thoracaler Richtung vor, und sie ist am 21. Tage nach der letzten Häutung etwa bis zur halben Länge der Strecke vom caudalen Ende der Anlage bis zu den Vorwölbungen vollzogen. Zu bemerken ist noch, daß die Falten, je weiter sie oral vordringen, immer undeutlicher ausgebildet werden und schließlich als solche kaum mehr erkennbar sind, jedoch scheint eine mehr oder minder deutliche Ausbildung derselben in der vorderen Partie der Anlage individuell zu schwanken.

Es erübrigt nun die Beschreibung des medianen Stückes, dessen Gesamtbild Fig. 4 *hmS* und *vmS* darbietet. Der vordere, durch die vorderen Furchen keilförmig gestaltete Abschnitt endet oral in einer ziemlich scharfen Spitze, da die konvergierenden Furchen sich schon fast bis zu ihrem Treffpunkte verlängert haben. Die Ventralfläche des medianen Stückes bis in den Bereich der Vorwölbungen ist sehr flach, fast ebenflächig und bildet mit seinen durch die vorderen Furchen gebildeten Seitenflächen scharfe Kanten. Bei dem hinteren Abschnitte des medianen Stückes, soweit er durch die hinteren Furchen oder Falten begrenzt wird, ist die Ventralfläche gewölbt, und die Wölbung setzt sich auch auf die Seitenwände fort. Die caudale Endigung des abgetrennten Stückes ist ebenfalls gerundet, von etwa ellipsoidischer Form.

Mit der zu Beginn dieses Entwicklungsunterabschnittes einsetzenden Ausgestaltung des hinteren medianen Stückes tritt an ihm noch eine andre wichtige Bildung auf. In einiger Entfernung hinter der Endigung der vorderen Furchen wird an seiner Ventralfläche ebenfalls durch das Auftreten zweier in geringer Entfernung von der Mediane verlaufenden Furchen ein kleines Stück herausmodelliert (Fig. 4 u. 5 *gS*), das »glandales Stück« benannt werden soll, da aus ihm nachher die Glans des Penis sich entwickelt; die das glandale Stück bildenden Furchen mögen als »glandale Furchen« bezeichnet werden. Zur Charakteristik der anfänglichen Größe des glandalen Stückes sei angegeben, daß durch die glandalen Furchen das hintere mediane Stück längs ihrer Erstreckung ungefähr gedrittelt wird, wovon dann das mittlere Drittel das glandale Stück ausmacht. In der Furchungsrichtung stimmen sie mit den hinteren Furchen überein; auch sie schneiden dorsal-median ein, doch liegt der Schwerpunkt ihrer Ausbildung an ihrem vorderen Ende. Ihre Erstreckung ist nur kurz. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erfolgt auch eine Begrenzung des glandalen Stückes vorn in querer Richtung. Hier bildet sich in dem hinteren medianen Stück, am oralen Ende der glandalen Furchen, längs der ganzen Breite des glandalen Stückes eine Einsenkung, wodurch dieses seinen Abschluß nach vorn findet. Durch Vertiefung und schließliches

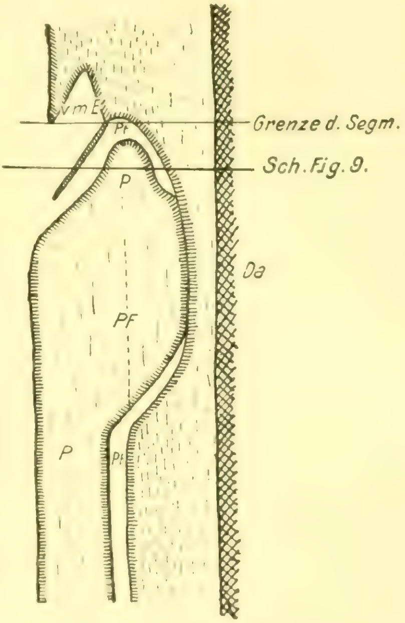
Zusammentreffen der glandalen Furchen in ihrer vorderen Partie erfolgt bald eine teilweise Lostrennung des glandalen Stückes vom hinteren medianen Stück. Eine kleine, jetzt an seinem Vorderrande auftretende Einkerbung läßt das glandale Stück in zwei kurze Hörner ausgezogen erscheinen (Fig. 4 *gS*.). Wo nun, wie bei *Calopteryx*, die Glans mit besonderen langen fadenförmigen Anhängen — RATHKES »Appendices« — ausgerüstet ist, da treten diese beiden kurzen Hörner in ein Längenwachstum ein; sie wachsen dann über die das glandale Stück oral abgrenzende Einsenkung hinaus und erstrecken sich in zwei in der vorderen Region des hinteren medianen Stückes zu diesem Zweck ausgebildeten Rinnen. Bei *Agrion minium*, wo keine solche fadenförmigen Appendices vorhanden sind, bleiben die Hörner nur kurz und entsprechen im ausgebildeten Zustande den stumpfen Zipfeln, in welche die Glans vorn jederseits ausgezogen ist (Fig. 1 u. 2 *G*.).

Zum Schluß dieses Unterabschnittes bleibt nun noch die Weiterbildung, welche die Anlage der Samenkapsel am dritten Segment erfahren hat, zur Betrachtung übrig. Die oblonge, nach vorn sich verflachende Einsenkung hat besonders in ihrer analen Region eine Verbreiterung und Vertiefung erfahren (Fig. 19 *lu*. Die Fig. stellt ein etwas späteres Stadium dar!). Ihre Seitenwände jedoch neigen sich mit ihren ventralen Rändern zusammen, was schließlich in der hinteren Partie zu einer Verschmelzung derselben führt, wodurch es zu einem partiellen Abschluß der Einsenkung nach außen kommt. Längs des ganzen Randes der inzwischen stark verdickten Anlage, nur nicht längs des Vorderrandes, bildet sich eine nicht sehr tiefe Furche oder Einschnürung aus, durch welche aus der allgemeinen, ziemlich gestaltlosen Verdickung die Samenkapsel wenigstens ihrem Grundriß nach herausmodelliert wird (Textfig. 18, 19 u. 20 Fu_1. Alle Figuren stellen etwas spätere Stadien dar, lassen aber doch die Furche erkennen).

Dritter Unterabschnitt.

Da für diesen letzten Entwicklungsabschnitt der Larvenperiode nur noch ein Zeitraum von 8 Tagen bleibt, so eilt bei der noch zu leistenden bedeutsamen Umwandlung die Entwicklung jetzt in sehr schnellen Schritten vorwärts. Es lag deshalb eine gewisse Schwierigkeit darin, noch dazu, wo die Entwicklungsphasen der einzelnen Larven zeitlich nicht immer genau zusammenfallen, all die Stadien zu bekommen, an der Hand derer sich ein bis ins einzelne vollständiger Entwicklungsgang dieses letzten und bedeutendsten Unterabschnittes verfolgen ließ.

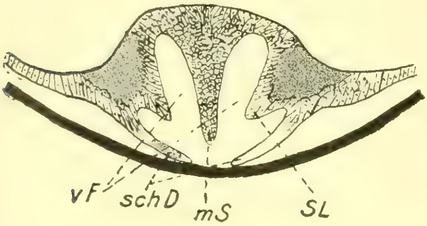
War die Anlage des Organs am zweiten Segment bisher von nur geringer Dicke, so erfolgt jetzt eine Ausdehnung derselben mehr und mehr in die Tiefe des Körpers. Es betrifft dies besonders den vorderen Teil der Anlage, soweit sich am fertigen Organ die Penistasche erstreckt, die sich ja durch die große Tiefenerstreckung in den Körper auszeichnet. Die vordere mediane Einsenkung folgt dieser ventrodorsalen Ausdehnung insofern, als sie sich neben einer gewissen Verbreiterung ebenfalls vertieft. Indem sie aber nicht nur in diesen beiden Richtungen, sondern auch in ihrer Längserstreckung eine Erweiterung erfährt, überschreitet sie die vordere Grenze des zweiten Segments und greift ins erste Abdominalsegment hinüber. Ihre etwas gewulsteten Ränder, welche sich oralwärts einander immer mehr nähern (Textfig. 8), verschmelzen ventral beim Übertritt der Bildung in das erste Segment, und es erfolgt hier eine ventrale Abschließung der vorderen medianen Einsenkung. Es ist also ihr oraler, im ersten Segment gelegener Teil ein nach hinten geöffnetes Hohlgebilde, welches, da es sich oral verjüngt, und in einer geschlossenen Spitze endigt, die Gestalt eines Hohlkegels hat (Schema II *vmE*). Dieses hohlkegelförmige Gebilde ist von der Hypodermis des ersten Segments völlig losgetrennt, steht auch genetisch zu ihr in keiner Beziehung. Es entsteht vielmehr durch Wachstum der Anlage am zweiten Segment über dessen orale Grenze hinaus. Das erste Abdominalsegment ist somit nicht mit am Aufbau des Copulationsapparates beteiligt. Wie schon bei der kurzen Beschreibung des fertigen Begattungsapparates erwähnt wurde, ist von dieser vorderen medianen Einsenkung nur der ventral geöffnete



Schema II.

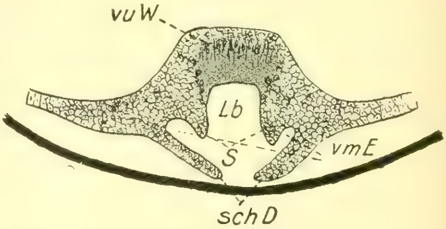
Dorsoventralschnitt durch die vordere Partie des sich entwickelnden Copulationsapparates zur Zeit des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes; die Schraffierung stellt die Hypodermis bzw. das gekreuzt Schraffierte die Darmwand dar, das eng Gestrichelte bedeutet Bindegewebe, das weiter Gestrichelte Blutlacune und die ganz weitläufige Strichelung Hohlraum des Körpers. *vmE*, vordere mediane Einsenkung; *Pt*, Penistasche; *P*, Penis; *PF*, Furchungslinie des Penis; *Da*, Darm.

Teil im zweiten Segment zu sehen. Gleichen Schritt mit der Erweiterung der vorderen medianen Einsenkung geht die Entwicklung der in ihr sich erhebenden Leiste, denn in demselben Maße, wie jene sich vertieft und erweitert, erhöht und verbreitert sich diese. Eine scharfe Begrenzung oder Form läßt sich für die Leiste nicht angeben, da ihre Verbindung mit der Wand der Einsenkung ein allmählicher Übergang in diese ist. Auch oral ist dieses der Fall. In die Leiste hinein griffen ja nun von hinten her vordringend die beiden vorderen Furchen (Textfig. 6 *vF*), und sie treffen nun infolge ihrer Konvergenz zusammen.



Textfig. 6.

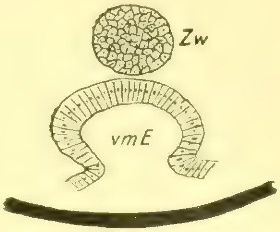
Querschnitt durch die vordere Region des zweiten Segments, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. ***schD***, schildförmige Deckplatten; ***vF***, vordere Furchen; ***mS***, vordere Partie des medianen Stückes; ***SL***, Seitenwände der Leiste. Etwa 100fache Vergr.



Textfig. 7.

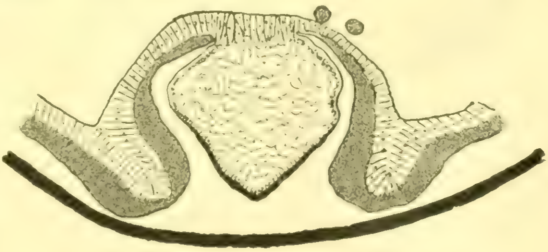
Querschnitt durch die Leiste mit Leistenbucht in der vorderen Region des zweiten Segments, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. ***Lb***, Leistenbucht; ***S***, Seitenwände der Leiste; ***vmE***, vordere mediane Einsenkung; ***schD***, schildförmige Deckplatten; ***vuW***, vorderer unpaarer Wulst. Etwa 100fache Vergr.

Durch ihre Vereinigung wird aber in dem größten Teil der Leiste eine ventrale Einbuchtung, die »Leistenbucht« (Textfig. 7 *Lb*), hervorgerufen, welche an der Stelle ihrer größten Ausdehnung die Leiste ihrer Breite und Tiefe nach derart aushöhlt, daß von ihr nur noch eine dünne Basis und schmale Seitenwände restieren. Wir haben in dieser Leistenbucht die erste Anlage der Penistasche zu erblicken. Wie schon oben erwähnt, entspricht der auf der Ventralfläche der Anlage befindlichen Leiste der Lage nach der durch Verschmelzung der vorderen paarigen Wülste entstandene unpaare mediane Wulst (Fig. 6 *vuW.*) an der Dorsalfläche. Indem aber die die Leiste aushöhlende Leistenbucht auch in ihn hineingreift und ihn aushöhlt, erscheint Leiste und unpaarer medianer Wulst zu einem Gebilde vereinigt (Textfig. 7 *vuW.S*), einem Gebilde, dessen ventrale Partie in der vorderen medianen Einsenkung liegt, das aber mit seiner dorsalen Partie tief in das Innere des Körpers hineinragt. Durch weitere dorsale Ausdehnung dieses Teiles und der anschließenden oralen und analen Partie kommt die große Tiefenerstreckung des vorderen Abschnittes des Copulationsapparates zustande. — Die restierenden Seitenwände (Textfig. 7 *S*) der Leiste verschmelzen anal mit dem durch die vorderen Furchen gebildeten lateralen Teile (Fig. 4 *L*). Indem die Leistenbucht weiter oral sich ausdehnt, höhlt sie die ganze Leiste in oraler Richtung weiter aus, doch ist sie in dem vorderen Teile der Leiste dann nicht mehr ventral geöffnet, sondern durch eine ventrale Wandung nach außen abgeschlossen, so daß auch der vordere Teil der Leistenbucht und nachherigen Penistasche zu einem parallel der Körperachse rings geschlossenen Gebilde wird. Diese ventrale Wandung der Leistenbucht, welche bei der Imago in der vorderen medianen Einsenkung etwas vorragend sichtbar (Fig. 1 *vmE*) ist, entspricht RATHKES »lamina batilliformis«. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen hat sich an der dorsalen Fläche — d. i. die dem Innern des Körpers zugewandte Fläche — der vorderen medianen Einsenkungswandung als orale Verlängerung des unpaaren medianen Wulstes eine Zellwucherung von rundlichem Querschnitt entwickelt (Textfig. 8). Auch hier hinein greift die Leistenbucht vor, und das anfänglich nur kleine Lumen erweitert sich bald so weit, daß nur noch eine dünne Wandung bleibt, die sich auch oral, das ausgebildete Lumen in dieser Richtung abschließend, erhält. — In seiner definitiven Erstreckung reicht dieses Vorderende der Leistenbucht und nachherigen Penistasche bis zur Vordergrenze des zweiten Segments oder nur wenig darüber hinaus (Schema II). Während dieses Gebilde in seiner Anlage dorsal von der vorderen medianen Einsenkung im Körperinnern liegt (Textfig. 8), findet sich selbiges in seiner fertigen Ausbildung bei der Imago gleichfalls von der vorderen medianen



Textfig. 8.

Querschnitt durch die vordere mediane Einsenkung und die in oraler Verlängerung des unpaaren Wulstes entstehende Zellwucherung im Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *vmE*, vordere mediane Einsenkung; *Zw*. Zellwucherung. Etwa 100fache Vergr.

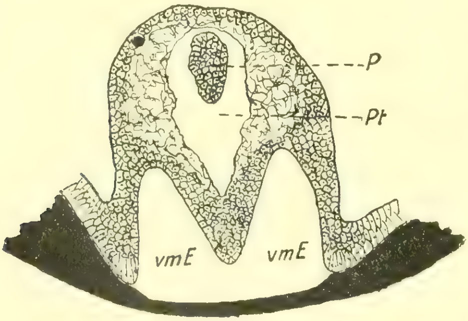


Textfig. 9.

Querschnitt bei der Imago, wo das aus der außerhalb der medianen Einsenkung liegenden Zellwucherung entstandene Gebilde innerhalb derselben liegt. Etwa 100fache Vergr.

Einsenkung umschlossen, von deren Grunde es sich dann erhebt (Textfig. 9). Diese Lagenänderung ist so zu erklären, daß durch allmähliche Erweiterung und besonders Vertiefung der vorderen medianen Einsenkung zunächst eine Verschmelzung ihrer Wandung mit der den medianen unpaaren Wulst nach vorn hin verlängernden Zellwucherung stattfand, die dann zu einem Umschließen der letzteren durch erstere wurde, so daß allmählich ein Hindurchtritt der Zellwucherung bzw. des aus ihm entstandenen Gebildes durch die Wandung der primären Bucht erfolgte.

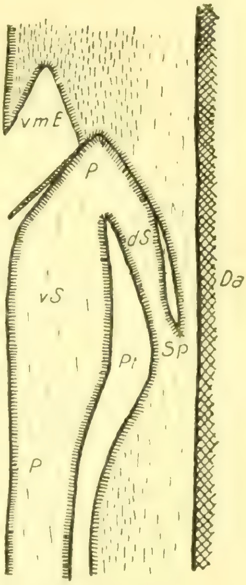
Ich wende mich nun wieder dem medianen Stück und seiner Entwicklung zum Penis zu (Fig. 4 *vmS* u. *hmS*). Die an seinem analen Ende durch die Faltenbildung bewirkte Lostrennung nimmt einen immer weiteren Verlauf und ist z. Z. der Ausbildung der Leistenbucht bis ungefähr zum Ende der vorderen Furchen vollzogen. Sie dringt nun schnell weiter vor bis in die vordersten Partien. Zuvor muß ich jedoch noch von der weiteren Entwicklung der oralen Endpartie des Mittelstückes sprechen, und es sei gestattet, noch einmal kurz den Stand der Dinge zu resümieren. Durch die Vereinigung der vorderen Furchen im analen Ende der Leiste, wie sie in der vorderen medianen Einbuchtung sich erhob, erhielt das nach vorn keilförmig zulaufende mediane Stück seinen oralen Abschluß (vgl. Textfig. 7 u. 6). Die Umformung der Leiste im Zusammenhang mit der Ausbildung der Leistenbucht führt zu dem oben des weiteren gekennzeichneten ventralen Abschluß letzterer. In diesen auch ventral geschlossenen vorderen Teil der Leistenbucht, oder jetzt schon besser Penistasche, wächst nun die Spitze des medianen Teiles vor, und zwar durch eignes Längenwachstum (Textfig. 10 *P*), d. h. es findet nicht eine von der Wandung des Hohlgebildes ausgehende Zellwucherung in Verlängerung des medianen Stückes statt, vielmehr liegt die Neubildung erst frei im Lumen des Hohlraumes der vorderen Partie der Penistasche und



Textfig. 10.

Querschnitt durch die vordere mediane Einsenkung und die vordere Partie der Penistasche mit dem in ihr frei oralwärts wachsenden Vorderende des Penis. Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *vmE*, vordere mediane Einsenkung; *Pt*, Penistasche; *P*, Penis. Etwa 100fache Vergr.

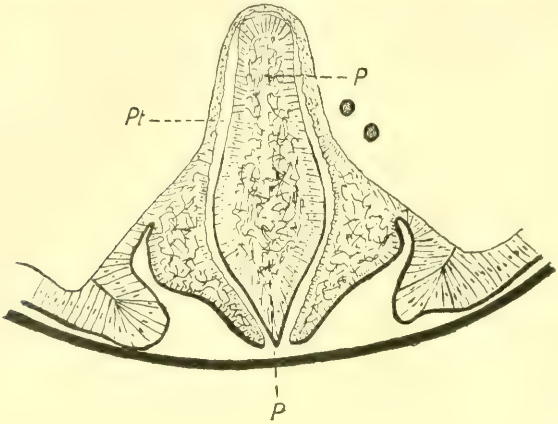
verschmilzt dann sekundär mit seiner Wandung, um nachher durch die von hinten her vorschreitende Lostrennung wiederum von ihr abgetrennt zu werden (s. dazu auch Schema II, das den Dorsoventralschnitt dieses Stadiums darstellt). Das oralwärts gerichtete Wachstum dieses Vorderendes des medianen Stückes währt nun so lange, bis dasselbe schließlich das orale Ende der vorderen Partie der nachherigen Penistasche erreicht hat und hier mit der die Penistasche oral abschließenden Wand verwächst (Schema III *P* u. *Pt*). Nur diese Verbindung des Penis mit den andern Teilen des Copulationsapparates bleibt bestehen, wenn die Abtrennung des medianen Stückes sich bis in die vorderste Region vollzogen hat. Inzwischen hat nun auch die ventro-dorsale Ausdehnung des vorderen Abschnittes der Anlage am zweiten Segment ihre vollendete Ausbildung erfahren. Diese ventro-dorsale Streckung hat auch der entsprechende Abschnitt des medianen Stückes oder Penis, wie es nach seiner Lostrennung jetzt bezeichnet werden kann, erfahren, und er stellt sich in diesem seinen Teile als ein lateral zusammengedrücktes schmales Gebilde dar (Textfig. 11 *P* und 12 *dS* u. *vS*), (Schema II *P*). Erst in seiner hinteren Hälfte, wo die Penistasche in die sternale Mulde übergeht, nimmt der Penis mehr walzenförmige Gestalt an. Es ist nun schwer möglich, und auch ohne besondere Bedeutung, den mannigfachen Formenwandel des Penis in all seinen Einzelheiten zu verfolgen. Von besonderer Wichtigkeit jedoch ist die weitere Entwicklung des vorderen Penisabschnittes, die zur Ausbildung der beiden Penisschenkel führt. Die ventro-dorsal gestreckte seitlich komprimierte vordere Partie des Penis erfährt nun längs einer parallel der Körperachse verlaufenden Laterallinie, welche die ventro-dorsale Seitenfläche dieses Penisabschnittes ungefähr im Verhältnis 2:1 teilt, auf der rechten und linken Seite eine Furchung (Schema II *PF* und Textfig. 12). Die Furchen erstrecken sich jedoch nicht über die ganze oral-anale Länge dieses Abschnittes, sondern eine vordere kleine Strecke bleibt davon unberührt.



Schema III.

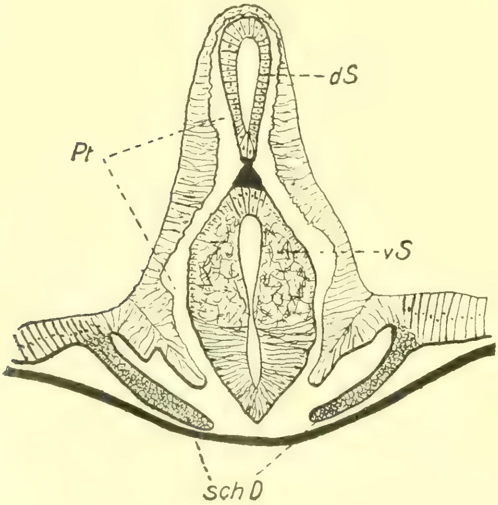
Dorsoventralschnitt durch den fertigen Copulationsapparat in seiner vorderen Partie. Schraffierung wie bei II. ***vmE***, vordere mediane Einsenkung; ***Pt***, Penistasche; ***P***, Penis; ***dS***, dorsaler Schenkel; ***vS***, ventraler Schenkel des Penis; ***Sp***, Spaltung des dorsalen Schenkels; *Da*, Darm.

Indem nun diese Furchen immer tiefer werden, treffen sie zusammen, wodurch dieser Penisabschnitt eine partielle Längsspaltung erfährt (Textfig. 12). Die beiden Spaltungsstücke stehen in der vorderen Region des Penis, die ja von der Furchung nicht getroffen wurde, miteinander in Verbindung (Textfig. 11, Schema III). Das ventrale Spaltungsstück bildet ein einheitliches Stück mit der hinteren Penishälfte, welche nicht diese Tiefenerstrekkung in den Körper hatte und stellt somit den längeren Penisschenkel dar. Das dorsale in der Tiefe der Penistasche gelegene Spaltungsstück hat mit dem Ende der Penistasche sein anales Ende erreicht, es bildet den kürzeren Penisschenkel (Schema II und III). Durch diese Längsspaltung hat jetzt der Penis das Aussehen erhalten, als sei er oral nach der dorsalen Seite hakenförmig umgebogen. Der kürzere dorsale Penisschenkel legt sich nun weiter der dorsalen Wand der Penistasche an und verschmilzt schließlich in seiner hinteren Strecke mit



Textfig. 11.

Querschnitt durch den vorderen ungespalten gebliebenen Penisabschnitt, Stadium des dritten Entwicklungsabschnittes dicht vor dem Schlüpfen. *P*, Penis; *Pt*, Penistasche. Etwa 100fache Vergr.

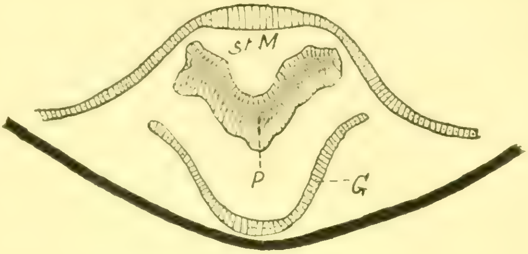


Textfig. 12.

Querschnitt durch den vorderen Teil des Penis, an der Stelle seiner Spaltung in dorsalen und ventralen Schenkel, Stadium des dritten Entwicklungsabschnittes dicht vor dem Schlüpfen. *schD*, schildförmige Deckplatten; *Pt*, Penistasche; *dS*, dorsaler Schenkel, *vS*, ventraler Schenkel des Penis. Etwa 100 fache Vergr.

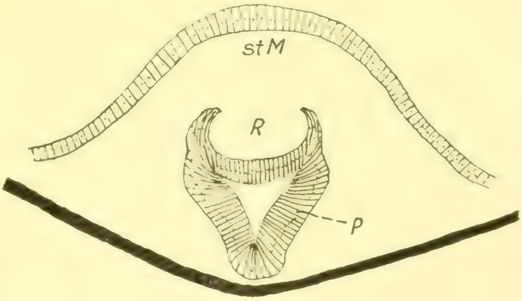
ihr (Textfig. 15 *dS* und 16 *dS*, Schema III). Genauere Einzelheiten hierüber sollen später ausgeführt werden.

Die Entwicklung der Glans des Penis, welche im vorigen Entwicklungsabschnitte durch die Ausbildung des glandalen Stückes (Fig. 4 *gS*) und dessen Lostrennung an seinem oralen Ende durch Vereinigung der glandalen Furchen begonnen hatte, wird nun zu Ende geführt. Die Vereinigung der Furchen in analer Richtung nimmt ihren Fortgang, bis nur noch eine geringe Verbindung mit dem äußersten analen Ende des Penis bleibt (Fig. 2 *G*). Dabei wächst das glandale Stück in die Breite, während gleichzeitig die Verschmälerung des medianen Stückes zur endgültigen Penisform stattfindet, und indem dann beide sich gegenseitig in ihrer Form einander anpassen, wird aus dem glandalen Stück ein Gebilde von nur geringer Dicke, welches dach- oder kappenartig das Ende des Penis überlagert (Textfig. 13 *G*). Die definitive Formengestaltung der Glans veranschaulicht klarer denn alle Beschreibung Taf. XXI, Fig. 1 und 2 *G*.



Textfig. 13.

Querschnitt durch das anale Penisende mit Glans und durch die sternale Mulde, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *stM*, sternale Mulde; *P*, Penis; *G*, Glans. Etwa 100fache Vergr.



Textfig. 14.

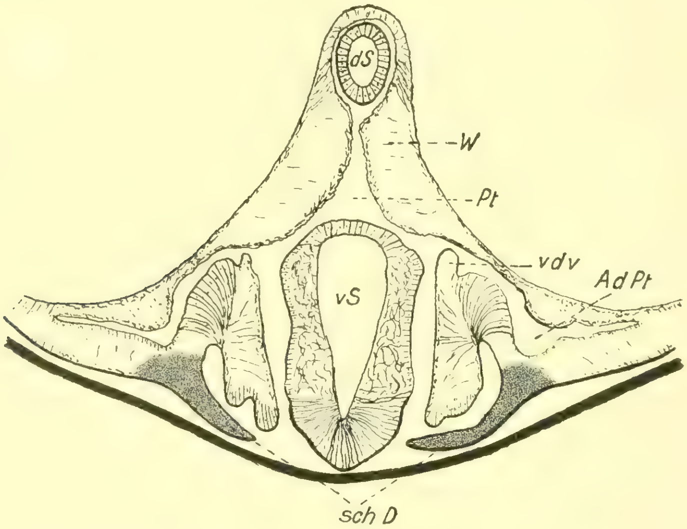
Querschnitt durch die sternale Mulde und Penis mit ausgebildeter dorsaler Rinne. Stadium des dritten Entwicklungsabschnittes dicht vor dem Schlüpfen. *stM*, sternale Mulde; *P*, Penis; *R*, Rinne der Penis. Etwa 100fache Vergr.

Zu bemerken ist noch, daß an der Dorsalseite der hinteren Penishälfte eine Rinne oder Mulde zur Ausbildung kommt (Textfig. 14 *R*), welche dem später zu beschreibenden Halsteil der Samenkapsel angepaßt ist, und dem dieser Teil des Penis auch später ventral anliegt. (Vgl. dazu auch das in einem späteren Absatz darüber Gesagte, S. 688 f.)

Das Lumen des Penis wird entweder gleich bei der Lostrennung des medianen Teiles beim Zusammentreffen der die Lostrennung bedingenden Falten gebildet oder, wenn diese als solche nicht deutlich ausgeprägt sind, einfach durch Auseinanderweichen der Zellen. Bei der Abtrennung des medianen Stückes durch Faltenbildung, wo, wie erinnerlich, die ventral-mediane Faltenwand sich dem abzutrennenden medianen Stück wieder anlegt und mit ihm wieder verschmilzt, ist dies direkt vor dem medianen Zusammentreffen der von rechts und links kommenden Falte nicht in gleicher Weise der Fall, vielmehr findet sich hier zwischen Faltenwand und dem medianen Stück eine homogen erscheinende Masse, durch deren Verschwinden dann das Lumen entsteht. Diesen Umständen entsprechend findet sich also die eben dargestellte Art der Lumenbildung in der caudalen, die andre in der oralen Region des Penis, beide ineinander übergehend. Die Gestalt des durch die Basalmembran der Hypodermis ausgekleideten Lumens ist gleich der des Penis selbst eine unregelmäßige und wechselt seine Form ebenso während der verschiedenen Stufen der Genese in mannigfacher Weise, wovon die wenigen abgebildeten Querschnitte durch den Penis ein ungefähres Bild geben mögen (Textfig. 12—17, *P.* und *dS*, *vS*). Die den Penis auskleidenden Hypodermiszellen, welche noch während des spätesten Larvenstadiums ziemlich lang gestreckt sind, verkürzen sich bei der geschlüpften Imago um ein beträchtliches, wodurch das Lumen eine relativ nicht unbedeutende Erweiterung erfährt — das Lumen des Penis von *Agrion* mündet nicht, wie es bei den andern Odonatenformen (*Aeschna*, *Libellula*) der Fall ist, nach außen, sondern der Penis ist an seiner Spitze blind geschlossen und zeigt nirgends eine Öffnung. Hingegen ist durch den kürzeren dorsalen Schenkel desselben eine Verbindung seines Lumens mit den um den Darm befindlichen Blutlacunen des Körpers gegeben, so daß auch das Penislumen mit Blutflüssigkeit erfüllt ist, wie die Präparate erweisen. — Während Rathke bei der Beschreibung der andern Odonatenformen auf die am analen Penisende befindliche Öffnung hinweist, erwähnt er bei der Beschreibung von *Agrion* (*Calopteryx*) *virgo* über deren Vorkommen oder Fehlen nichts. Die später von v. Siebold gemachte Bemerkung: »Hier (bei *Calopteryx* und *Agrion*) am Penis außer an der Eichel keine Öffnung«, beruht auf einem Irrtum.

Ich komme nun zur weiteren Entwicklung der durch die schon im zweiten Entwicklungsabschnitt angelegten vorderen Furchen ausgebildeten Lateralteile (Fig. 4 *L*) und bringe damit in Verbindung — nicht wegen einer genetischen Beziehung, sondern wegen des engen morphologischen Zusammenhanges — die weitere Ausbildung und Ausgestaltung der Penistasche. Bezüglich der Entwicklung ihres oralen Teiles aus der Leiste und Leistenbucht muß ich auf die oben gemachten Ausführungen verweisen. Die erste Bildung der Lateralteile wurde bedingt durch die Ausbildung der vorderen Furchen (Fig. 4 u. 5 *L*, Textfig. 3 *L*) mit ihrer dorsal-lateralen Furchungsrichtung. Durch ihr allmählich tieferes Eindringen wurden immer weitere Stücke der sternalen Hypodermisverdickung abgegrenzt. — In dem hinteren Abschnitte der Bildung fallen solche lateralen Stücke fort, wegen der Medianrichtung der hinteren Furchen und der daraus später sich entwickelnden Falten. Die sternale Muldenwand geht hier seitlich direkt in die einschichtige, von der ganzen Anlage nicht weiter berührte Hypodermis über. — Da mit dem tieferen Eindringen der vorderen Furchen auch je ein Teil der vorderen paarigen Wülste mit als Lateralteil abgegrenzt wird, so erhalten diese eine ziemliche Dicke. Das Zunehmen der vorderen Furchen an Weite mit progressiver Entwicklung, wie es von ihnen berichtet wurde, beruht einmal auf der Verschmälerung des medianen Stückes und dann auf einer Verringerung der Dicke dieser lateralen Teile. Diese Dickenreduktion führt schließlich die Lateralteile in dünne stark chitinisierte Platten über, in die schildförmigen Deckplatten (Fig. 1 u. 2 *schD*). Auch die anfänglich an der Ventralfläche der Verdickung ausgebildeten kleinen Vorwölbungen (Textfig. 1 *V*), von denen die vorderen Furchen ihren Ausgang nahmen, unterliegen der Rückbildung; sie bilden schließlich die anal-mediane Partie der Deckplatten. Da die Vorwölbungen ungefähr in halber Länge des Segments angelegt waren, die Analgrenze der schildförmigen Deckplatten bei der Imago weiter oral verschoben ist, so läßt das auf ein ungleiches Wachstum der verschiedenen Regionen der Anlage schließen. Durch Ausbildung der vorderen medianen Einsenkung wurde ursprünglich den Lateralteilen eine orale Grenze gesetzt. Orales Wachstum aber läßt sie deren analen Teil überdecken, so daß ihre definitive Erstreckung vorn bis zum ventralen Verschluß der Penistasche reicht. Bei der ersten Anlage der Penistasche als Leistenbucht restierten in der hinteren ventral geöffneten Partie nur noch die Seitenwände der Leisten (Textfig. 7 *S*), in welcher sie ausgebildet wurde. Diese Seitenwände, die als anale Ausläufer der die vordere Partie der Leistenbucht abschließenden Wandung erscheinen, erfahren nun gleichfalls ein Längenwachstum, aber in analer Richtung. Durch eine sich bildende laterale Ausbildung der Penistasche dorsal abgetrennt (Textfigur 15 *AdPt*), verschmelzen diese Ausläufer mit den Lateralteilen.

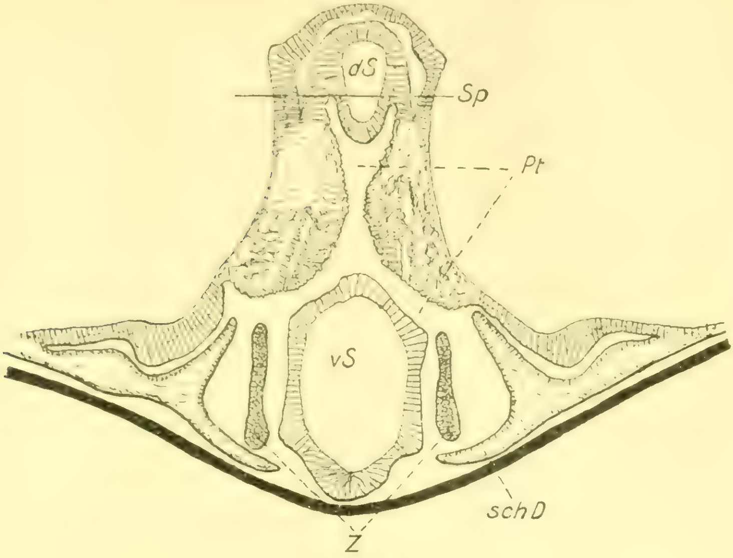
Indem nun von diesem Verschmelzungsprodukt ein Stück in der hinteren Region wieder abgetrennt wird, entstehen die freien Zipfel (Textfig. 16 *Z*), in welche die die Penistasche in dem vorderen Teil ventral abschließende Wandung anal ausgezogen erscheint. Die Leistenbucht, welche ja durch Zusammentreffen der vorderen Furchen entstand (Textfig. 7 *Lb*), und die aus ihr entstandene vordere Partie der Penistasche lagen oral vor dem derzeitigen Vorderende des medianen Stückes oder Penis. Während dieser nun aber in diese vordere Partie der Penistasche hineinwuchs und mit deren Oralwand verschmolz, vollzog sich auch seine



Textfig. 15.

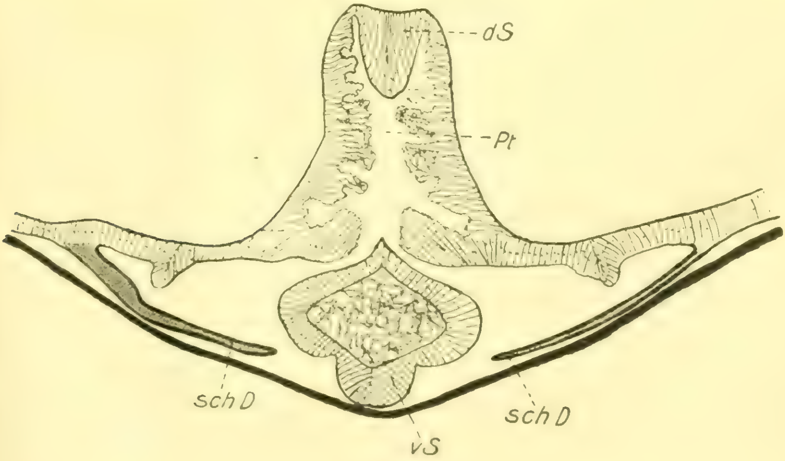
Querschnitt durch Penis und Penistasche in etwa der halben Länge derselben, Stadium des dritten Entwicklungsabschnittes im dritten Unterabschnitt. *schD*, schildförmige Deckplatten; *Pt*, Penistasche; *Ad Pt*, Aussackung der Penistasche; *d S*, dorsaler Schenkel; *v S*, ventraler Schenkel des Penis; *W*, cavernöse Wandung der Penistasche; *Vdv*, anale Verlängerung der die Penistasche im vorderen Teil ventral abschließenden Wand. Etwa 100 fache Vergr.

Lostrennung, bis in diese orale Region, unter Ausbildung einer das Körperinnere abschließenden Wand. Hierdurch tritt der vordere für sich ausgebildete Teil der Penistasche in Verbindung mit dem Hohlraum, welcher durch den — infolge der Lostrennung des Penis — erfolgten Zusammentritt der zu klaffenden Spalten erweiterten vorderen Furchen entstanden ist; damit hat die Penistasche ihre endgültige Größe erreicht (Textfig. 11, 12, 15—17 *Pt*). Die Wandung der Penistasche umschließt besonders in deren vorderen Abschnitt den Penis ziemlich dicht (Textfig. 11). Die Hypodermisschicht der ganzen Wandung wird spongiös und cavernös gelockert und aufgetrieben unter



Textfig. 16.

Querschnitt durch Penis und Penistasche; der dorsale Penisschenkel ist lateral mit der Penistaschenwand verwachsen, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *schD*, schildförmige Deckplatten; *Z*, freier Zipfel, in dem die ventrale Verschlußwandung der vorderen Region der Penistasche ausläuft. *Pt*, Penistasche; *dS*, dorsaler Schenkel; *vS*, ventraler Schenkel des Penis; *Sp*, Linie, die die Spaltung des dorsalen Schenkels kennzeichnet. Etwa 100fache Vergr.



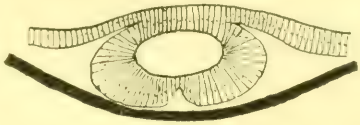
Textfig. 17.

Querschnitt durch die Penistasche, nicht weit vor ihrem analen Abschluß, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *schD*, schildförmige Deckplatten; *Pt*, Penistasche; *dS*, das ventrale Spaltungsstück des dorsalen Penisschenkels mit gestreckten Zellen; *vS*, ventraler Penisschenkel. Etwa 100fache Vergr.

Streckung der Zellen, Trennung voneinander und teilweisem Schwund derselben. (In den langgestreckten Zellen sind die Kerne zumeist nach der Außenseite, der dem Körperinnern abgewandten Seite der Zellen gerückt, nur vereinzelte liegen nahe der wohl erhaltenen und die gelockerte Wandung innen begrenzenden Basalmembran.) Hierdurch wird die zunächst ziemlich galttflächige Innenfläche der Penistasche mit Unebenheiten, Runzeln und Stacheln versehen; Bildungen, welche nach hinten an Ausdehnung zunehmen, so daß im hinteren Teile der Penistasche die Wandung gefaltet und mit Zacken, Zapfen und Lamellen versehen ist, diese sind dann ihrerseits wieder mit chitinösen Runzeln und Stacheln besetzt (Textfig. 15, 16, 17). Die besonders große Ausbildung dieser Bildungen am hinteren Ende der Penistasche (Textfig. 17) — besonders ragen hierunter zwei wulstartige Bildungen hervor — führt zu ihrem schließlichen Verschmelzen, wodurch die Penistasche ihren hinteren Abschluß erhält. Von besonderer Bedeutung ist nun noch die vorher angedeutete Endigung und Verschmelzung des kürzeren dorsalen Penisschenkels mit der Wandung der Penistasche. Dieser Schenkel legt sich der Wandung ziemlich dicht an und wird von ihr auch seitlich infolge der spongiösen Auftreibung ziemlich dicht umschlossen (Textfig. 15 *d S.*). In seiner hinteren Strecke kommt es dann schließlich längs einer lateral verlaufenden Linie rechts und links zu einer Verschmelzung, zwischen ihm und der spongiösen Wandung (Textfig. 16 *d S.*), wodurch ein kleiner Teil der Höhlung dorsal abgetrennt wird. Auf die Länge der mit den Seitenwänden im Konnex stehenden Strecken erfahren die Zellen der dorsalen Hälfte dieses kurzen Penisschenkels jetzt eine Streckung in dorsalventraler Richtung und dann erfolgt längs der lateralen Verschmelzungslinie eine Spaltung des Rohres (Textfig. 16 *Sp*, Schema III *Sp*). Das dorsale Spaltungsstück mit dem abgetrennten Teile der Höhlung endet nach kurzem Verlaufe blind geschlossen. Das ventrale Spaltungsstück des Penis, das nun zum dorsalen Abschluß der Penistasche geworden ist (Textfig. 17 *d S.*), verläuft noch eine Strecke als dorsal — d. i. nach dem Körperinnern — geöffnete Rinne und verflacht dann allmählich. Indem in seiner hinteren Strecke ebenfalls jetzt die Zellen eine dorsoventrale Streckung erleiden, trägt es durch diese Vergrößerung mit zum Abschluß der Penistasche infolge der allseitigen Verschmelzung der Wandungen bei.

Von den Bildungen am zweiten Segment ist noch der beiden sichelförmigen Häkchen Erwähnung zu tun, die rechts und links in geringer Entfernung hinter den schildförmigen Deckplatten am Rande der sternalen Mulde sich finden. Sie treten gleich zu Beginn dieses dritten Unterabschnittes in Erscheinung. Über ihre Entwicklung ist kaum etwas Besonderes zu bemerken, sie sprossen als kleine Höckerchen hervor und wachsen dann bald zu der sichelförmigen Gestalt heran. welche sie nachher haben.

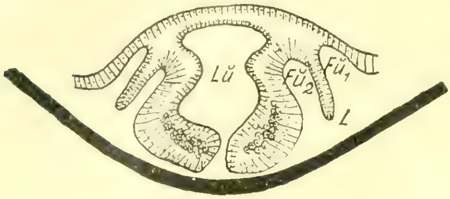
In eigenartiger Weise vollzieht sich die weitere Entwicklung der Samenkapsel am dritten Segment. Während am Ende des vorigen Entwicklungsunterabschnittes die in der Verdickung gebildete Einsenkung sich nach vorn verflachte, hat sie sich jetzt hier vertieft und steht in Verbindung mit einem im vorderen Teile der Verdickung ausgebildeten Lumen (Textfig. 18). Es läßt sich jetzt also einfach sagen, die Verdickung des dritten Segments ist ihrer Länge nach von einem Lumen durchzogen, welches in der mittleren Strecke nach außen geöffnet ist. Indem nun diese Ventralöffnung in ihrer analen Partie durch stetig weiteres Verschmelzen der Seitenwände längs ihrer ventralen Kanten sich schließt, greift sie oral weiter vor. So wandert diese Öffnung nach vorn, bis sie am Vorderende der Bildung, dem gleich näher zu beschreibenden Halsteil, anlangt, wo sie sich dann dauernd als ein schmaler Spalt oder Schlitz erhält (Fig. 3 *Sp*. Der dunkle Strich, der sich über das vordere Ende des Halsteiles hinzieht, entspricht dem Spalt). Während dieses Vorganges erfährt die ganze Bildung ein erhebliches Wachstum, sowohl Dicken- als besonders Längenwachstum. Durch ersteres nähert sie sich schon etwas der nachherigen bauchigen Form, letzteres dient besonders zur Ausbildung des schmalen, über die Vordergrenze des dritten in die sternale Mulde des zweiten Segments hineinragenden Halsteiles. Hierbei ist noch zu bemerken, daß die Bildung, soweit sie im zweiten Segment liegt, abgetrennt ist von dessen Hypodermis. Schon bald zeigt sich an den die Höhlung dieser Bildung begrenzenden Seitenwänden eine Furchung (Textfig. 19 u. 20 Fu_2), welche ungefähr mit dem dritten Segment beginnend, nach hinten tiefer werdend, am analen Ende der Bildung zur Abtrennung eines Stückes führt (Textfig. 20 *S*); indem sich nun diese Furchen vertiefen, wird durch sie nicht nur median das im Hinterende durch sie abgetrennte Stück begrenzt, sondern es werden durch sie auch lateral schmale dünne Lamellen von der Wandung abgetrennt



Textfig. 18.

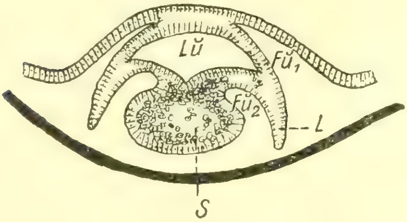
Querschnitt durch die vordere Region des dritten Segments, Anlage der Samenkapsel mit ausgebildetem Lumen, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. Etwa 100fache Vergr.

(Textfig. 19 u. 20 *L*). Diese dünnen Lamellen treten nun selbst in ein Wachstum ein, und zwar von vorn nach hinten zunehmend. Und wie sich die Lamellen verlängern, umschließen sie den medianen Teil mehr und mehr und kommen in ihren analen Partien, indem sie sich ventral zusammenneigen, zur Verschmelzung (Textfig. 21 *L*). Längs der übrigen Strecke, wo wegen des nach vorn hin Kleinerwerdens der Seitenlamellen keine Verschmelzung derselben erfolgen kann, tritt ihr ventraler Rand mit dem von den Furchen begrenzten medianen Stück in Verbindung und verschmilzt mit diesem. Damit ist die äußere Form der Samenkapsel erreicht (Textfig. 22). Im allgemeinen von einer festen Chitinhaut bekleidet, bleibt nur ein kleiner Teil des Halsteiles rechts und links von dem Mündungsspalt etwas weichhäutiger. Die Wände des Spaltes selbst sind auch von einer mit feinen Runzeln und Zacken versehenen Chitinhaut ausgekleidet. — Damit wende ich mich dem Innern der Samenkapsel und seiner Ausgestaltung zu. Das Gewebe des Halsteiles wird, je mehr die ganze Entwicklung ihrem Ende zuschreitet, spongiös und cavernös. Hier hinein greift



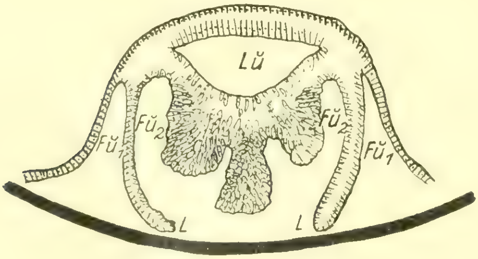
Textfig. 19.

Querschnitt durch den mittleren Teil der Bildung am dritten Segment: das Lumen öffnet sich nach außen. *Lu*, Lumen; *L*, Lamellen; Fu_1, Fu_2, Furchen. Etwa 100fache Vergr.



Textfig. 20.

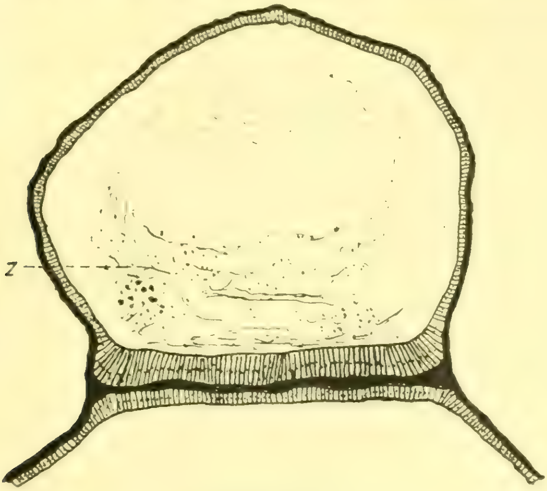
Querschnitt durch die hintere Partie der Bildung der Samenkapsel: durch die Furchen wird ein medianes Stück und Lamellen der Seitenwände herausgebildet, Stadium im dritten Unterabschnitt des dritten Entwicklungsabschnittes. Fu_1, Fu_2, Furchen; *L*, Lamellen der Seitenwände; *Lu*, Lumen; *S*, medianes Stück. Etwa 100fache Vergr.



Textfig. 21.

Querschnitt durch die hintere Partie der Samenkapsel: die Lamellen wachsen und neigen sich ventral zusammen, um hier in der Mediane miteinander zu verschmelzen, Stadium des dritten Unterabschnittes des dritten Entwicklungsabschnittes. *Lu*, Lumen; *L*, Lamellen der Seitenwände; Fu_1, Fu_2, Furchen. Etwa 100fache Vergr.

der Spalt, der dort, wo er ventral nach außen abgeschlossen wird, strahlenförmige Äste abgibt, die sich erweitern und in das schon früher angelegte Lumen des bauchigen Teiles übergehen. Dieses Lumen samt den es begrenzenden Wänden wurde ja nun wieder umwachsen von den lateralen Lamellen (Fig. 21). Indem sich das Lumen jetzt erweitert, werden die es begrenzenden Wandungen, welche zunächst aus einer ziemlich dicken Zellschicht bestehen, immer dünnschichtiger. Auch das abgetrennte Stück wird immer kleiner und verschwindet. Kurz gesagt, im Bauchteil der Samenkapsel verschwindet schließlich alles Zellmaterial (Fig. 22), bis auf eine dünne, die Außenwandung bildende Hypodermschicht. Bei der eben geschlüpften Imago ist die Reduktion all der in der Kapsel liegenden Zellmassen noch keine ganz vollständige, bei der ausgebildeten aber findet sich im Bauchteile nur noch eine dünne Hypodermis.



Textfig. 22.

Querschnitt durch die Samenkapsel gleich nach dem Schlüpfen noch vor völliger Entfaltung der Imago. *z*, im Innern in Zerfall befindliches Zellmaterial. Etwa 100 fache Vergr.

Der Buckel, gleichsam ein Polster, auf welchem die Samenkapsel längs der Stelle ruht, längs welcher sie mit dem Körper verwachsen ist (Fig. 2), kommt dadurch zustande, daß die Einsenkung des Sternits, worin sich wegen der Larvenperiode die Samenkapsel entwickelt (Textfig. 19—21), beim Schlüpfen der Imago ausgestülpt und also zu einer Vorwölbung wird.

An dieser Stelle ist nun auch noch folgenden Faktums Erwähnung zu tun, das schon Rathke beobachtet hat und mit folgenden Worten ausdrückt: »Saepius membri illius glandem ab organo illo lageniformi contectam vidi, ita igitur, ut contra res noxias, quam maxime ab eo esset munita. Rarius e contrario organon illud a glande contectum vidi.« **Rathke** führt dann weiter aus, wie der Penis, wenn er in Funktion treten solle, hinter dem flaschenförmigen Organ hervorgezogen werden müsse, dann aber wegen Mangels von Muskeln an der Vesicula seminalis, nicht wieder in die frühere Lage zurückgebracht werden könne. »Hanc vero ob causam et propterea quod in nonnullis Agrionibus organon illud a glande contectum observabam, paene crediderim, glandem horum animalium quum semel membrum virile erectum est, nuncquam rursus interstitium supra memoratum intrare, sed potius organis lageniformis faciei inferiori admovere eique applicari«. Wenn **Rathke** annimmt, was man seinen Ausführungen wohl entnehmen darf, daß es sich in den Fällen, in welchen der Penis ventral, also vor der Vesicula gelegen ist, nur um Männchen handle, die zum Zweck geschlechtlicher Betätigung den Penis hinter der Samenkapsel hervorgezogen hätten, so ist das nicht richtig. Wie die Entwicklung zeigt, ist es nicht immer und allein der Fall, daß, wenn bei ihrem Längenwachstum Penis und Samenkapsel zusammentreffen, sich letztere — zum Schutz, wie **Rathke** meint — ventral über das Penisende schiebt (Fig. 3). Es kommt ebenso auch vor, daß der Halsteil der Samenkapsel sich hinter den Penis schiebt und so dorsal gelagert ist (Fig. 1 u. 2). Und wenn **Rathke** sagt, es komme dieses »rarius« vor, so kann ich dem entgegnen, daß bei den von mir an Larven oder eben geschlüpften Imagines beobachteten Fällen das eine ebenso oft der Fall war, wie das andere; zieht man nun noch in Betracht, daß bei den älteren Imagines, welche schon zur Begattung geschritten sind — nach einer Angabe werden die Imagines erst etwa 3 Wochen nach dem Schlüpfen geschlechtsreif —, der Penis immer vor der Vesicula liegen muß, so sollte man eher erwarten, **Rathke** wäre zu dem entgegengesetzten Resultat gekommen. Ein Zurückschieben des Penis hinter die Samenkapsel scheint auch mir unmöglich, zudem ist offenbar die an der Dorsalseite der hinteren Penishälfte ausgebildete Rinne, die sich bei allen Formen findet, unabhängig davon, ob der Penis sich vor oder hinter der Vesicula entwickelt, besonders dafür vorhanden und eingerichtet, sich dem Halsteile der Samenkapsel anzuschmiegen. Ich wage nicht darüber zu entscheiden, ob die in dieser Beziehung variable Entwicklung ein Charakteristikum der Species ist, denn es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die Lage des Penis vor oder hinter der Vesicula individuell verschieden sein kann, so daß es gewissermaßen nur vom Zufall oder äußeren Faktoren abhinge, in welcher Weise sich Penis und Hals der Samenkapsel bei ihrem Zusammentreffen aneinander vorbeischieben.

Vierter Entwicklungsabschnitt.

Mit dem Schlüpfen der Imago, welches den dritten Entwicklungsabschnitt abschließt, ist die formbildende und umgestaltende Entwicklung des Copulationsapparates vollendet. Die Entwicklung nach dem Schlüpfen besteht eigentlich nur noch in einem Strecken und Dehnen der Segmente und mit ihnen der Hauptteile des Copulationsapparates und dann in der für die Odonaten so charakteristischen tiefen Einsenkung des Sternits, die zu der Bildung der »Mittelfurche« führt. Im ersten und in der vorderen Hälfte des zweiten Segments ist die Einsenkung noch schwach, die anale Hälfte des zweiten und das dritte Segment erfahren aber schon eine beträchtliche Einsenkung, wodurch der Copulationsapparat in eine geschütztere Lage gebracht wird. In der hinteren Region wirken die Ränder des Tergits schützend, weiter vorn, wo die Einsenkung noch nicht so tief, tun es die schildförmigen Deckplatten, die den Penis z. T. überlagern. Diese äußere abschließende Ausbildung dauert nur wenige Stunden, wie lange aber in diesem Abschnitt noch der Schwund gewisser zum Aufbau einzelner Teile nötig gewesener Zellpartien andauert, vermag ich nicht anzugeben.

Die Muskulatur.

Über die Muskulatur des Copulationsapparates sagt Rathke: »Hi musculi vero non ad membrum illud ipsum pertinent — nam in eo fibrae muscularis ne vestigium quidem detegere potui — sed ad fenestram quacum membrum conjunctum est«, ferner »Saltem nullos inveni musculos, quibus organon lageniforme sursum deorsum moveri possit.« Aus der dann von ihm gegebenen Beschreibung von zwei Paar für die Funktion des Penis von Bedeutung sein sollenden Muskeln geht aber nicht hervor, ob diese Muskeln spezielle, dem Copulationsapparate zugehörige Muskeln sind, die sich dann also mit dem Copulationsorgan entwickelt haben müßten, oder ob es solche der Abdominalmuskulatur sind, denen dann noch hier im zweiten Segment diese spezielle Funktion zukäme. Da über die Abdominalmuskulatur der Libellen im besonderen noch keine Untersuchungen vorliegen, so habe ich die der hier allein in Betracht kommenden drei ersten Abdominalsegmente der *Agrion*-Larven untersucht und lasse die Resultate hier folgen[1]:

Segment II und III können, da die Muskulatur in beiden die gleiche ist, gemeinsam behandelt werden. Es tritt nur im II. Segment infolge der weiten dorsalen Erstreckung des Copulationsapparates ins Innere des Körpers eine geringe Modifikation in der Lagerung der ventralen Muskulatur auf, indem diese etwas zur Seite gedrängt wird.

Zweites und drittes Segment.

(Textfig. 23 u. 24.)

Längsmuskeln.

Dorsal.

Musculus dorsalis primus, dlm_1, erster intersegmentaler dorsaler Längsmuskel. Ansetzend an einem zwischen den Segmenten liegenden, sowohl am Tergit wie Sternit verlaufenden endoskelettalen Chitinring, durchzieht der Muskel das ganze Segment und endet an dem endoskelettalen Chitinring des folgenden Segments.

Musculus dorsalis secundus dlm_2, zweiter intersegmentaler dorsaler Längsmuskel. Dieser Muskel beginnt erst etwa in der Mitte des Segments. Am Tergit ansetzend, ist er dem ersten dorsalen Hauptmuskel dicht aufgelagert; er durchzieht die hintere Hälfte des Segments und endet am endoskelettalen Chitinring.

Trotzdem er dem dorsalen Hauptmuskel fest angepreßt ist, läßt er sich doch leicht als besonderer Muskel erkennen, da seine Fasern zahlreichere Kerne aufweisen und sich auch etwas dunkler färben als die des Hauptmuskels.

Ventral.

Musculus ventralis primus, vlm_1, erster intersegmentaler ventraler Längsmuskel. Dieser entspricht dem Musculus dorsalis primus, ansetzend am Chitinring, durchzieht er das ganze Segment und endet am endoskelettalen Ringe des nächsten.

Musculus ventralis secundus, vlm_2, zweiter intersegmentaler ventraler Längsmuskel. In der Mitte des Segments, ungefähr am Sternit, seinen Ansatz nehmend — im zweiten Segment gleich hinter den Vorwölbungen —, verläuft dieser verhältnismäßig kleine Muskel zum Ende des Segments, indem er sich dem ventralen Hauptmuskel ventral anlagert. Sein Endansatz ist ebenfalls am endoskelettalen Chitinring.

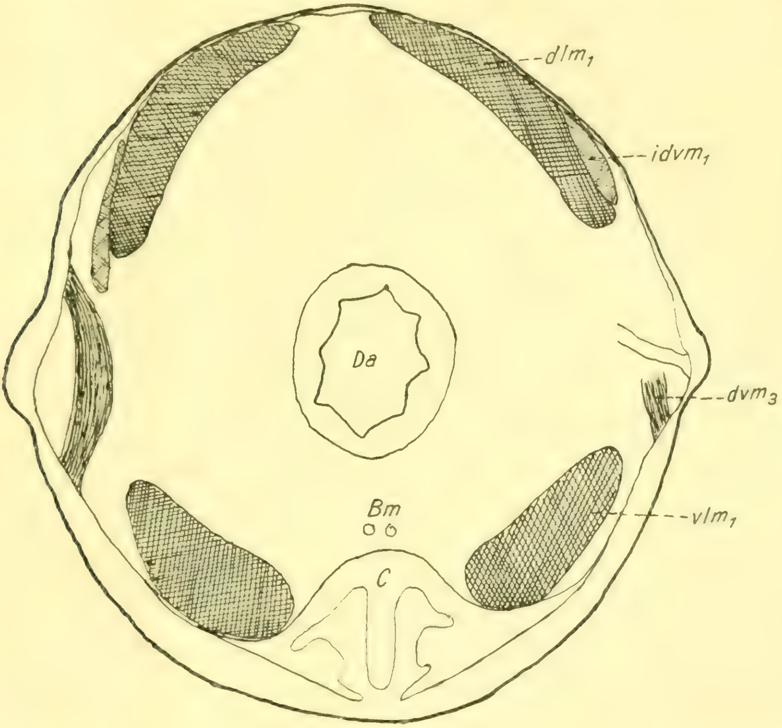
---

[1] Bezüglich der Benennung der Muskeln bin ich den Arbeiten von Voss und Dürken gefolgt.

Ebenso wie der mit ihm auf gleicher Höhe beginnende Dorsalmuskel, *dlm*$_2$, färbt auch er sich dunkler und hat zahlreiche Kerne.

Dorsoventralmuskeln.

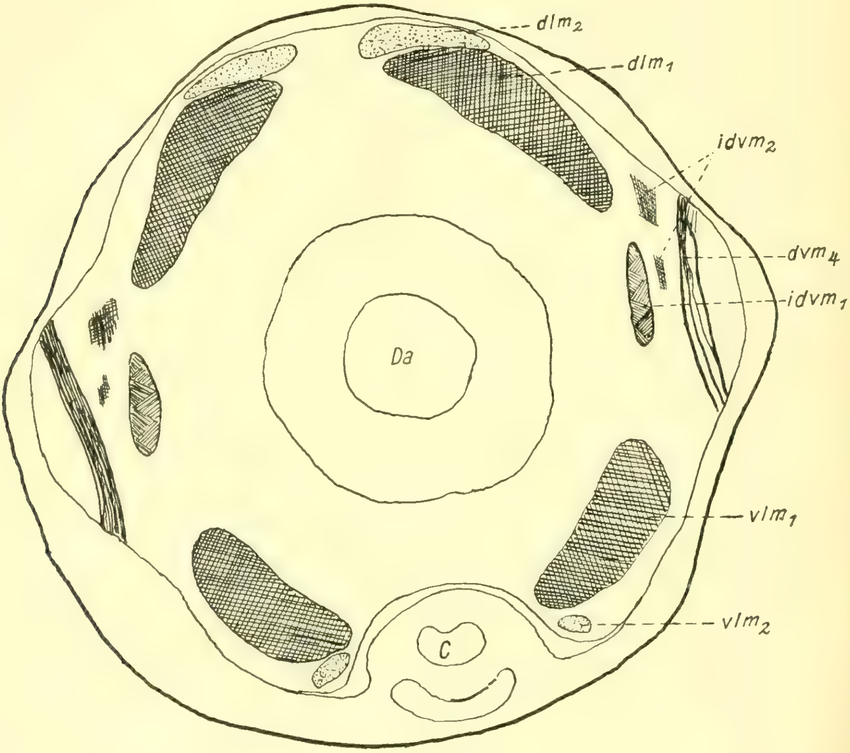
Musculus dorsoventralis primus intersegmentalis, *idvm*$_1$, erster intersegmentaler Dorsoventralmuskel. Er beginnt gleichzeitig mit dem dorsalen Hauptmuskel *dlm*$_1$ am endoskelettalen Ring, diesem hier seitlich an-, fast aufgelagert. Mit seinem hinteren Ende schmiegt er sich dann dem ventralen Hauptbündel an und endigt, wie dieses, am Endoskelet.



Textfig. 23.

Querschnitt durch die vordere Hälfte des zweiten Segments der Larve. *Da*, Darm; *Bm*, Bauchmark; *C*, Copulationsapparatanlage; *dlm*$_1$, Musculus dorsalis primus; *vlm*$_1$, Musculus ventralis primus; ***idvm*$_1$**, **Musculus dorsoventralis primus intersegmentalis**; ***dvm*$_3$**, **Musculus dorsoventralis tertius segmentalis.**

Musculus dorsoventralis secundus intersegmentalis, *idvm*$_2$, zweiter intersegmentaler Dorsoventralmuskel. Dieser nur schwache Muskel nimmt seinen Anfang etwa in der Mitte des Segments, ein wenig vor den Muskeln *dlm*$_2$ und *vlm*$_2$, indem er am Tergit zwischen dem intersegmentalen und segmentalen Dorsoventralmuskel ansetzt. In seinem Verlauf wird er sehr bald zweiästig, und dorsal übereinander verlaufend nimmt der eine Ast seinen Ansatz an einer kleinen, vom endoskelettalen Chitinring ausgehenden kurzen Chitinsehne, der andre Ast endet am Chitinring selbst.



Textfig. 24.

Querschnitt durch die hintere Hälfte des zweiten Segments der Larve. *Da*, Darm; *C*, Copulationsapparatanlage; *dlm*$_1$, Musculus dorsalis primus; *dlm*$_2$, Musculus dorsalis secundus; *vlm*$_1$, Musculus ventralis primus; *vlm*$_2$, Musculus ventralis secundus; *idvm*$_1$, Musculus dorsoventralis primus intersegmentalis; *idvm*$_2$, Musculus dorsoventralis secundus intersegmentalis; *dvm*$_4$, Musculus dorsoventralis quartus segmentalis.

Auch dieser Muskel erscheint dunkler gefärbt.

Musculus dorsoventralis tertius segmentalis, *dvm*$_3$, segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel und Musculus dorsoventralis quartus segmentalis *dvm*$_4$, segmentaler hinterer Dorsoventralmuskel. Beide setzen ungefähr am Rande des Tergits an und endigen ebenso am Rand des Sternits[1]. Der vordere ist im Vergleich zum hinteren Muskel nur schmal und hat seine Ansätze hart am Übergange des vorderen Segmentrandes in die Intersegmentalhaut. Der hintere dieser beiden Dorsoventralmuskeln hat eine ziemlich bedeutende Längserstreckung; sein Gefüge ist stellenweise ein lockeres: die schon vorher gekennzeichnete Ungleichheit der Muskelfasern, die in verschiedener Färbbarkeit und in mehr oder minder zahlreichem Vorkommen von Kernen zum Ausdruck kommt, ist auch hier zu finden. Während aber in den andern Fällen der ganze Muskel aus Primitivbündeln der einen oder der andern Art zusammengesetzt war, finden sich in diesem Muskel beiderlei Fasern nebeneinander gelagert.

Erstes Segment.

(Textfig. 23 und 24.)

Längsmuskeln.

Dorsal.

Musculus dorsalis primus, dlm_1. Von diesem Muskel gilt dasselbe wie von dem entsprechenden des II. und III. Segments.

Musculus dorsalis secundus, dlm_2. Auch von seiner Erstreckung ist das gleiche zu sagen, wie von den homologen Muskeln der beiden andern Segmente, doch ist seine Entwicklung hier schwächer als in jenen.

Ventral.

Infolge der großen Tiefenerstreckung des Copulationsapparates wird der endoskelettale Chitinring seitlich der Bildung plattenförmig erweitert. Es ist dieses nicht nur zwischen erstem und zweitem, sondern auch ähnlich zwischen dem zweiten und dritten Segment der Fall (Textfig. 10).

Musculus ventralis primus vlm_1. Dieser ventrale Hauptmuskel findet seinen hinteren Ansatz an den plattenförmigen Erweiterungen des endoskelettalen Ringes. Nach vorn jedoch teilt er sich in drei Äste. Ast 2 heftet an dem zwischen Thorax und ersten Segment befindlichen ventral allerdings zu einer schmalen Spange reduzierten Chitinring an. Ast 1 und 3 (Textfig. 25) gehen in den Thorax hinüber. Es setzt Ast 3 an einer zwischen Meso- und Metathorax befindlichen endoskelettalen Bildung an, während Ast 1 am Sternit des Metathorax, und zwar an seinem vorderen Ende seinen Anfang nimmt.

---

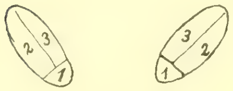
[1] Auch bei den *Agrion*-Larven tritt, wie **Dürken** es von den Nymphen der Ephemeriden angibt, im Chitinskelet eine Verwischung der Grenzen der einzelnen Teile ein.

Dorsoventralmuskeln.

Musculus dorsoventralis primus intersegmentalis, $idvm_1$.
Musculus dorsoventralis secundus intersegmentalis, $idvm_2$.
Musculus dorsoventralis tertius segmentalis, dvm_3.
Musculus dorsoventralis quartus segmentalis, dvm_4.

Es sind dies die gleichen Muskeln wie im II. und III. Segment, und es gilt von ihnen bezüglich Anheftung, Erstreckung und Ausbildung dasselbe, was von den homologen jener Segmente gesagt ist.

Das erste Abdominalsegment ist für den Copulationsapparat völlig bedeutungslos, da es weder zu seiner Genese, noch zu seiner funktionellen Tätigkeit in irgend einer Beziehung steht. Dem im dritten Segment gelegenen Organ der Samenkapsel kommt keine aktive Bewegung zu, es bedarf deshalb diese keiner besonderen Muskulatur. Eine spezielle für die Funktion des Penis lediglich vorhandene Muskulatur müßte ev. im zweiten Segment vorhanden sein. Es genügte daher für diese Untersuchung die Heranziehung nur dieser drei Segmente, denn schon die Übereinstimmung oder Verschiedenheit der Muskulatur dieser Segmente ließ erkennen, ob eine spezielle Muskulatur des Copulationsapparates vorhanden ist oder nicht.

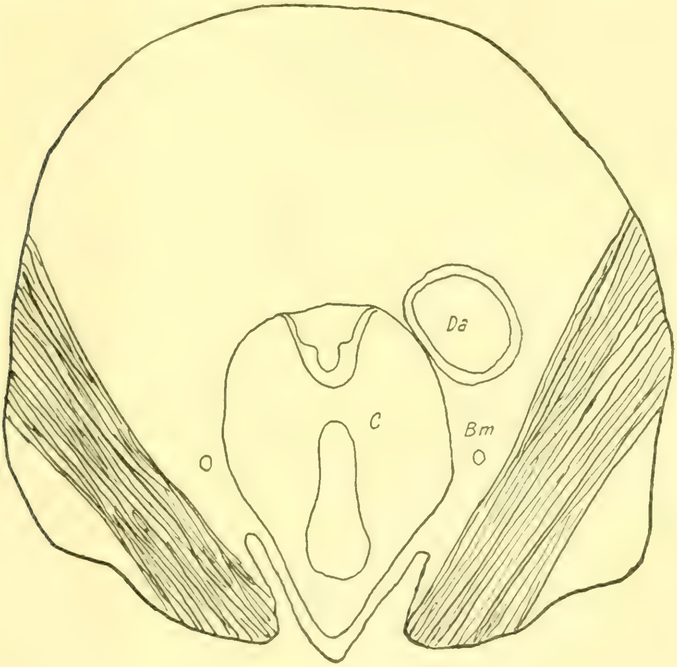


Textfig. 25.
Schema für die Teilung des ventralen Hauptmuskels im ersten Abdominalsegment.

Aus der gegebenen Übersicht der Muskeln dieser drei Segmente, in denen, abgesehen von dem Dreiteiligwerden des ventralen Hauptmuskels im ersten Segment, alle andern Muskeln völlig übereinstimmen, geht nun klar hervor, daß es sich hier lediglich um Muskulatur handelt, wie sie allen Abdominalsegmenten zukommt, daß also eine Spezialmuskulatur für den Begattungsapparat nicht ausgebildet ist. Es muß also die Abdominalmuskulatur auch die für die Penisfunktion nötigen Bewegungen ausführen.

Während die Muskeln im allgemeinen bei den Larven stark und kräftig entwickelt sind, erfahren sie bei der Imago einmal schon durch die Streckung der Segmente eine Dickenabnahme, dann aber sind sie zum Teil noch einer Reduktion bis zum eventuellen Schwund unterworfen, wovon besonders die Muskeln betroffen werden, welche nur für die Larvenperiode von besonderer Bedeutung sind.

Aus den Ausführungen und Zeichnungen Rathkes geht nicht völlig klar hervor, welche Muskeln er als die für die Penisbewegung in Frage kommenden gemeint hat; wahrscheinlich jedoch sollen die von ihm angeführten den Muskeln vlm_1 und dvm_2 dem intersegmentalen ventralen Längsmuskel und dem segmentalen hinteren Dorsoventralmuskel entsprechen. Da Rathke aber infolge seiner groben anatomischen Untersuchungsmethode die Anheftungspunkte des Längsmuskels falsch erkannte — nach ihm setzen sie an der den Copulationsapparat nach der Körperhöhle hin abschließenden Wand, der Wand der Penistasche, an —, so kann die von ihm den genannten Muskeln zugesprochene Wirkung nicht den Tatsachen entsprechen, es müssen andre Muskeln die Penisbewegung besorgen. Es spricht hierfür auch noch eine andre Tatsache. Während nämlich alle Muskeln, auch die von Rathke aller Wahrscheinlichkeit nach gemeinten und von diesen besonders der Muskel drm_2 besagte Dickenabnahme und Reduktion beim Übergang zur Imago erleiden, bleibt ein Muskel nicht nur in der Stärke seines larvalen Zustandes erhalten, sondern ich fand ihn bei einigen Species (wahrscheinlich *Agrion cyathigerum* oder *hastulatum*, ob auch bei *Agrion puella*?) sogar enorm entwickelt und vergrößert. Bei keiner der untersuchten Larven und keiner der frisch geschlüpften Imagines habe ich den Muskel in dieser Weise ausgebildet gefunden.



Textfig. 26.

Querschnitt durch die vorderste Partie des zweiten Segments der Imago. Bezeichnung wie bei Textfig. 23.

Es muß sich also diese Entwicklung erst nach dem Schlüpfen bei der Entfaltung und fertigen Ausbildung der Imago vollziehen. Es deutet dieses darauf hin, daß diesem Muskel gerade jetzt für das Imagoleben und gerade auch im zweiten Segment, wo er allein solche Ausbildung erfährt, eine besondere Funktion zufällt. Als solche kann aber nur die Bewegung des Penis in Betracht kommen. Dieser Muskel ist der bei den Larven relativ nur kleine segmentale vordere Dorsoventralmuskel. In welcher Weise er zur Ausbildung kommt, zeigt Textfig. 26. Da der vordere Dorsoventralmuskel ganz am Anfang des Segments sich findet, so verläuft er also gerade dort, wo zu Beginn des Copulationsapparates das Penisrohr an seiner Umbiegungsstelle mit dem Körper in fester Verbindung steht, und hier ist somit der Ort, wo eine Kraft, welche eine Bewegung des Penis erreichen soll, allein angreifen kann. Infolge der dorsal-lateralen Erstreckung des Muskels wird durch seine Kontraktion eine zwiefache Bewegung bewirkt. Einmal erfährt die orale Partie des Sternits eine dorsal gerichtete Hebung und hierdurch wird der mit dem Sternit fest verbundene Penis ventral gehoben, dann auch werden die vorderen vom Penis lateral gelegenen Partien des Segments und mit ihnen die den Penis teilweise überdeckenden chitinösen schildförmigen Deckplatten auseinander bewegt, wodurch dem Penis ein freier Durchtritt gewährt wird. Ein Erschlaffen der Muskeln läßt alle Teile wieder in die vorherige Ruhelage zurückgehen Es wird vielleicht eine Erection daneben noch durch Blutdruck unterstützt.

Morphologische Deutung.

Unterzieht man den ganzen Kreis der pro- und opisthogoneaten Arthropoden hinsichtlich der bei den verschiedenen Formen vorkommenden Copulationsapparate und auch betreffs deren Lage zur Ausmündung der Gonoducte einer Durchsicht, so ergeben sich verschiedene Gruppen. — In vielen, und zwar den einfachsten Fällen entbehren die männlichen Individuen vollständig eines zur Copulation geeigneten Apparates; die Vasa deferentia münden in einem einfachen Genitalporus an der Körperoberfläche aus. Verhältnisse, wie sie beispielsweise die Copepoden und Phyllopoden aufweisen. — Meist jedoch ist ein solches männliches Begattungsorgan vorhanden und dann, wie naturgemäß zu erwarten, in unmittelbarer Verbindung mit den Ausführungsgängen der Testes, sei es, daß diese an der Spitze des Copulationsgliedes ausmünden, sei es, daß sie an dessen Grunde oder jedenfalls in seiner unmittelbaren Nähe ihren Porus haben. Für diese verbreitetste Gruppe lassen sich die Allgemeinheit der Insekten und verschiedene Crustaceen als Beispiele anführen.

Einige wenige Fälle jedoch gibt es unter den Arthropoden, wo zwar auch ein Begattungsglied vorhanden ist, in welchen es jedoch von der Geschlechtsöffnung abgerückt ist und sich in weiter Entfernung von dem Porus genitalis findet. Es sind dieses einmal die Araneiden, bei deren Männchen der modifizierte Maxillentaster als Copulationsapparat dient, während die unpaare Genitalöffnung an der Basis des Abdomens liegt, und dann sind es die Libellen, welche ihr Begattungsorgan an der Basis des Abdomens besitzen, deren Hoden aber fast am Ende des langgestreckten Abdomens am neunten Segment ausmünden.

Fast stets wurde, wenn ein Copulationsorgan vorhanden ist, irgend ein Körperteil, nachdem er besondere zweckentsprechende und teils bedeutende Modifikationen erfahren hatte, in den Dienst der Copulation gestellt. Bei den Krustern dienen beispielsweise die Beine der geschlechtlichen Funktion, bei den Insekten haben die letzten Abdominalsegmente eine diesbezügliche Umwandlung erfahren, und bei den Araneiden ist es gleichfalls ein Teil einer Extremität, welcher zum begattenden Organ geworden ist. — Anders liegen die Verhältnisse bei den Odonaten, wo es sich nicht um einen metamorphosierten Körperteil handelt, sondern wo wir ein besonderes, selbständiges und sogar ziemlich kompliziert ausgestattetes, speziell der Copulation dienendes Organ finden. Ein Organ, das aber gerade deshalb, verknüpft mit der Tatsache, daß es so weit vom Genitalporus entfernt ist, besonders die Aufmerksamkeit erregen muß. Diese Lagerung eines mit Geschlechtsverrichtung betrauten Organs entspricht der Stellung des Geschlechtsapparates der progoneaten Arthropoden, und damit ergibt sich eine Analogie zu dem Verhalten des Copulationsapparates der progoneaten Myriapoden, der sich, aus Extremitäten gebildet, neben den Geschlechtsöffnungen findet. Gerade diese Lagerung an der Ventralseite des Abdomens und der genannte Umstand, daß in vielen Fällen Beine zu Copulationsorganen umgestaltet wurden, ließen den Gedanken aufkommen, ob dieser Bildung nicht doch Extremitäten zugrunde lägen, ob es sich hier nicht um eine postembryonale Weiterentwicklung und Umgestaltung der embryonal am Abdomen angelegten Extremitätenhöcker handle. Dewitz schreibt: »Und wie sollten denn nicht auch die bei den meisten Larven ganz gleich gebauten Körperringe auch darin übereinstimmen, daß sie alle imstande wären, Gliedmaßen zu treiben, zumal, wenn man bedenkt, daß die Insekten doch wohl von Tieren abstammen, welche an jedem Körperringe paarige Anhänge besaßen.« Die morphologischen und anatomischen Untersuchungen von Rathke und Ingenitzky vermochten hierüber keinen Aufschluß zu geben, es mußte die Entscheidung der Frage nach der Extremitätennatur des Copulationsapparates durch eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung herbeigeführt werden, welche Ingenitzky zwar schon 1893 ankündigte, die doch bisher noch nicht ausgeführt oder wenigstens nicht publiziert wurde.

Über die embryonalen Extremitätenanlagen am Abdomen der Odonaten sagt Heymons folgendes: »Während die Brustbeine schon am Embryo eine sehr beträchtliche Länge erreichen, sind im Gegensatz zu den meisten Orthopteren die Abdominalextremitäten sowohl der Odonaten, wie der Ephemeriden nur sehr kümmerlich entwickelt. Sie haben die Form kleiner, wenig erhabener, rundlicher Höcker, in denen anfangs die mesodermalen Cölomsäcke sich befinden. Eine Differenzierung der Extremitäten des ersten Abdominalsegmentes zu drüsigen Organen findet nicht statt. Am elften Abdominalsegment wachsen die Extremitäten zu den Cerci aus . . .« Da die vollständige Rückbildung der abdominalen Extremitätenhöcker bis zum Schlüpfen Regel ist, und Heymons bei der Aufzählung der Besonderheiten ein ausnahmsweises Persistieren der Anlagen am zweiten und dritten Segmente nicht erwähnt, so ist aus obigen Worten zu entnehmen, daß mit dem Schlüpfen aus dem Ei alle Extremitätenanlagen des Abdomens bis auf die am elften Segment geschwunden sind. Auch ich vermochte an Larven, welche am zweiten Tage nach dem Verlassen der Eihüllen abgetötet waren, keine Anlagen von Abdominalbeinen zu entdecken.

Es wäre nun auch denkbar, daß sich die abdominalen Wülste wohl zurückgebildet hätten, daß aber in den Zellen diese Anlage die Tendenz zu einer Weiterbildung latent erhalten blieb und sie dann im späteren Verlauf der postembryanalen Larvenentwicklung wieder in eine Entwicklung eintreten. Für solches Verschwinden und sich wieder Entwickeln einer Extremität aus einer inzwischen latent verbliebenen Anlage liefern ja die Crustaceen (Mandibulartaster der Decapodenlarven, Maxillarfüße der Stomatopoden) und die Thoraxbeine vieler Hymenopteren genügend Beispiele. — Der Entwicklungsgang des Copulationsapparates zeigt nun aber, daß es sich bei seiner Bildung ebensowenig wie es sich um eine direkte Weiterentwicklung abdominaler Extremitätenhöcker handelt, auch nicht um latent gebliebene Entwicklungsfähigkeit solcher reduzierter Anlagen handeln kann. Die Extremitätenanlagen sind paarig, und es hätte also bei der Bildung des Penis aus ihnen zu irgend einer Zeit zu einer Verschmelzung der paarigen Anlagen kommen müssen. Nun ist aber die ganze Copulationsapparatentwicklung eine durchaus einheitliche, d. h. unpaare, die selbst in den frühesten Stadien sich deutlich als solche dokumentiert und nirgends auf eine statthabende Verschmelzung paariger Anlagen auch nur hindeutet. Schon die erste Anlage, die Hypodermisverdickung, sowohl im zweiten als auch im dritten Segment, ist eben eine unpaare Bildung. Und nicht nur dieser Umstand allein weist die Annahme einer Herleitung des Apparates von Extremitätenanlagen zurück, auch die Ausdehnung, welche die Verdickungen gleich bei ihrer Entstehung annehmen, und worüber bereits das Nähere oben gesagt wurde, entscheidet im gleichen Sinne. Ebenso würde der von diesem Gesichtspunkt aus relativ späte Beginn der Entwicklung eher gegen als für obige Annahme sprechen.

Der Copulationsapparat der Agrioniden ist nach den Befunden, wie sie seine Entwicklung liefert, einfach als eine Hypodermiswucherung, wie sie ja der Insektenkörper an beliebigen Stellen zu bilden fähig ist, anzusehen, und er ist somit den andern Geschlechtsanhängen der Odonaten, sowohl männlichen wie weiblichen, hinsichtlich seiner morphologischen Deutung gleichwertig an die Seite zu stellen. Von diesen sagt HEYMONS: »Irgend eine Beziehung der Geschlechtsanhänge zu den embryonalen Extremitätenanlagen ist nicht vorhanden. Die Gonapophysen entstehen ganz selbständig und nehmen auch schon bei ihrer ersten Anlage einen unverhältnismäßig größeren Raum ein als die ursprünglichen Gliedmaßenhöcker besaßen. Ähnlich liegen die Verhältnisse im männlichen Geschlecht.«

Die Aufschlüsse, die uns die Paläontologie über die phylogenetische Entwicklung des Copulationsapparates zu geben vermag, sind nur gering, denn gerade die Körper der fossilen Insekten sind in den wenigsten Fällen erhalten. Immerhin bekommen wir doch einige Anhaltspunkte über die Zeit, in der die phylogenetische Entwicklung stattgefunden haben muß, wenngleich aus diesen Formationen bisher überhaupt noch keine fossilen Odonaten bekannt geworden sind.

Bis zu den im Carbon auftretenden Protodonaten, von welchen sich dann die Odonaten in gerader Linie herleiten lassen, ist bei keinem Insekt, soweit deren Abdomen erhalten, eine Bildung an diesem vorhanden, mit welcher sich der Copulationsapparat in Beziehung bringen ließe, wohl ist hingegen das Vorkommen gonapophysenartiger Anhänge am Abdomen der Weibchen bekannt geworden. Doch ist es, wie HANDLIRSCH sagt: »Leider ist der Körper der Protodonaten noch nicht hinlänglich bekannt, so daß wir noch nicht in der Lage sind, eine ausreichende Charakteristik der Gruppe zu geben.« Aus dem Perm und der Trias fehlen dann jegliche Odonatenfunde, und doch muß gerade während dieser Perioden die weitere Entwicklung von den Protodonaten zu den echten Odonaten erfolgt sein, denn die im Lias gefundenen Formen zeigen typische Odonatencharaktere. Eine Trennung in die Zygopteren und Anisopteren ist erst später erfolgt, hier wird sie in die Wege geleitet. Die meisten Formen der Lias-Odonaten gehören in eine Gruppe, welche die Charaktere der beiden recenten großen Gruppen der Anisopteren und Zygopteren noch in sich vereinigt und darum Anisozygopterea benannt worden ist. Bei der von Handlirsch gegebenen Charakteristik der zu dieser Gruppe gehörigen drei Familien befindet sich nun bei der der dritten, den Tarsophlebiidae die kurze Angabe: »Begattungsorgan des Männchens zwischen dem zweiten und dritten Segment.« Nähere Daten fehlen. Immerhin zeigen die Worte, daß hier schon ein ausgeprägtes und klar als Begattungsorgan zu erkennendes Gebilde vorhanden ist, welches sich also während des Perm oder der Trias entwickelt haben muß. Es läßt sich nun leider nicht angeben, inwieweit der Copulationsapparat jener Formen mit dem der heutigen übereinstimmte, aus welchem Vergleiche sich auch ein Schluß ziehen ließe auf die Stellung der beiden verschiedenen Typen des Copulationsapparates, wie sie heute bei den Zygopteren einerseits und den Anisopteren anderseits vertreten sind. Da von den recenten Formen die Gomphiden und Calopterygiden die meiste Beziehung zu den Anisozygopteren haben, und nach Handlirsch vermutlich direkt Abkömmlinge derselben sind, da ferner die Tarsophlebiidae gerade mit den Calopterygiden Ähnlichkeit zeigen, so ist zu vermuten, daß der Begattungsapparat der Tarsophlebiiden auch dem der Calopterygiden und somit auch dem der Agrioniden gleich oder, wenn noch primitiver, so doch am ähnlichsten gewesen ist. Denn in gleicher Weise, wie sich die Gomphiden, Aeschniden und Libelluliden über die Calopterygiden und Agrioniden, wenn auch in andrer Richtung hinausentwickelten, so ist auch nach meiner Meinung das Copulationsorgan der Anisopteren höher entwickelt. Ich sehe eine höhere Ausbildung des Apparates darin, daß der Penis sich gliedert, unter Aufhebung seiner Kommunikation mit der Körperhöhle eine direkte Verbindung mit der Vesicula seminalis eingeht, und er dadurch, nachdem sich an seiner Glans eine Öffnung gebildet hat, zum Überträger des Spermas in die Vaginalöffnung des Weibchens wird. Bei den Zygopteren hingegen sind Samenkapsel und Penis vollkommen voneinander getrennt, und da er auch noch an seinem analen Ende geschlossen ist, so ist nicht einzusehen, wie durch ihn die Spermaübertragung stattfinden kann, es sei denn, daß hierbei eine Übertragung von festen Spermatophoren stattfindet. Wie diese nun aber bei den Agrioniden und Calopterygiden stattfindet, das aufzuklären muß weiterer Beobachtung überlassen bleiben. Aber nicht allein in morphologischer Hinsicht halte ich den Copulationsapparat der Anisopteren für weiter entwickelt, sondern auch histologisch. Bei den Zygopteren ist weder im Penis und den dazu gehörigen Gebilden, noch in der Samenkapsel irgend eine Spur von Muskulatur, Nerven oder Tracheen zu entdecken. Der ganze Apparat wurde lediglich aufgebaut von hypodermalen Zellen, die nach ihrer Ausbildung sogar wieder teilweise einer Reduktion unterlagen. Bei den Anisopteren aber findet sich in dem die Samenkapsel einschließenden Bulbus, wenn auch nicht, wie von RATHKE und BURMEISTER behauptet wurde, eine stark entwickelte Muskulatur, so doch eine dünne Muskelschicht in seinem »oberen Teile« (INGENITZKY). Auch in den Penis soll nach RATHKE Muskulatur hineinziehen. Gleichfalls treten in den Bulbus vom dritten Bauchganglion Nerven ein, wie er auch von Tracheen reichlich versorgt wird, und durch Ausbildung zweier seitlicher elastischer Säcke einen komplizierten Bau erhält. Wie weit der Copulationsapparat der Anisopteren und Zygopteren entwicklungsgeschichtlich übereinstimmt oder verschieden ist, das festzustellen, bleibt einer späteren Untersuchung vorbehalten.

Anhang.

Es soll hier keine ausführliche Beschreibung der Larve von *Agrion minium* gegeben werden, was ja mehr oder weniger auf eine Beschreibung des Larventypus der Agrioniden hinausliefe, es mag genügen, Merkmale anzugeben, durch welche sich die *minium*-Larven in charakteristischer Weise von allen andern mir zu Händen gekommenen *Agrion*-Larven unterschieden.

Der augenscheinlichste Unterschied ist schon in der Färbung gegeben. Während alle Agrionidenlarven die verschiedensten Schattierungen zwischen einem hellen Olivgrün und Gelblichgrün aufweisen, ist *Agrion minium* erdfarben, dunkel- bis schwärzlichbraun gefärbt. Im allgemeinen ist die Dorsalseite etwas dunkler gefärbt als die ventrale. Die Tracheenkiemen sind heller und mit weißlichem Anflug, in ihrem hinteren Drittel durchzieht sie der Quere nach eine breite schwarzbraune Binde. Ihr vorderer Teil ist mit unregelmäßigen dunklen

Flecken besprenkelt. Der gesamte Körperbau von *Agrion minium* ist kräftiger und gedrungener als der der grünlich gefärbten Larven. Der Kopf ist groß und trägt die großen vorgewölbten Augen. Direkt an ihrem Innenrande sind die Fühler eingefügt. Die Seitenränder der etwas gewölbten Maske sind gezähnt und nicht umgebogen wie bei den übrigen Larven. Infolgedessen bilden die Seitenränder der Maske ungefähr eine gerade Linie (sie sind höchstens schwach geschweift) und sind nicht winkelig gebogen; die Maske nimmt also gleichmäßig an Breite zu. Der Prothorax ist nach hinten ziemlich weit erweitert und sein ganzer Hinterrand ist kielartig erhöht.

Resultate.

Die Larvenperiode der Agrioniden zählt neun Stadien mit sieben Häutungen (das Schlüpfen nicht als solche mitgerechnet).

Bestimmung der Larve von *Agrion minium.*

Die Entwicklung des Copulationsapparates erstreckt sich über die letzten drei Larvenstadien und den Imagozustand bis zur völligen Entfaltung des Insekts.

Die Entwicklung des Copulationsapparates vollzieht sich mit steigender Intensität und Schnelligkeit, so daß die Hauptentwicklung erst kurz vor dem Schlüpfen der Imago stattfindet.

Eine besondere Penismuskulatur ist nicht vorhanden, die Erection wird durch die Abdominalmuskulatur vollzogen.

Der Copulationsapparat ist als eine Hypodermiswucherung zu betrachten und als solche vollkommen unabhängig von embryonalen Extremitätenanlagen. Er besteht deshalb auch nur aus epithelialen Gewebsmassen.

Die Entwicklung des Copulationsapparates ist von einem partiellen Häutungsvorgang begleitet.

Der Penis der Zygopteren steht nicht mit der Samenkapsel in Verbindung, kommuniziert aber mit den Blutlacunen des Körperinnern und ist nach außen blind geschlossen.

Der Copulationsapparat der Zygopteren ist primitiver als der der Anisopteren.

Der Copulationsapparat der Odonaten muß sich in der Perm- oder Triasperiode entwickelt haben.

Literaturverzeichnis.

Es sind hier nur diejenigen Arbeiten angeführt, die in vorstehender Arbeit zitiert sind oder unmittelbare Verwendung gefunden haben.

Réaumur (1748), Mémoires pour servir á l'histoire des insectes.

Rathke (1832), De libellularum partibus genitalibus.

Burmeister (1832), Handbuch der Entomologie.

v. Siebold (1838), Über die Begattung der Libellen. Wiegm. Arch. für Naturgeschichte.

— (1840), Über die Fortpflanzungsweise der Libellen. Germars Zeitschr. für Entomologie. Bd. II.

Selys-Longchamps-Hagen (1850), Revue des Odonates d'Europe.

— (1850), Monographie des libellulidées d'Europe.

Hagen (1853), Léon Dufour über die Larven der Libellen mit Berücksichtigung der früheren Arbeiten. Stettiner Entomologische Zeitg. XIV.

Brandt (1869), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém.-Acad. St. Pétersbourg. VII.

Dewitz (1878), Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Gliedmaßenbildung bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXX.

Korschelt u. Heider (1890), Lehrb. der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.

Ingenitzky (1893), Zur Kenntnis der Begattungsorgane der Libellen. Zool. Anz. Jahrg. 16.

Tichomirow (1895), Grundzüge des praktischen Seidenbaues. Moskau (russisch).

Heymons (1896), Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhg. z. d. Abhandl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin.

Williamson (1899), The copulation of Odonata. Ent. News. Philad. 10.

Tümpel (1901), Die Geradflügler Mitteleuropas.

Verson (1902), Observations on the structure of the Exuvial glands and the formation of the Exuvial Fluid in Insects. Zool. Anz. Bd. XXV.

Tschuproff (1903), Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz.

Heymons (1904), Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihre Larven. Ann. d. Kgl. K. Naturhist. Hofmuseums.

Plotnikow (1904), Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI.

Voss (1905), Über den Thorax von Gryllus domesticus. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.

van der Weele (1906), Bau und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten. Tijdschrift voor Entomologie. Neederlandsche Entomologische Vereen.

Handlirsch (1906), Die fossilen Insekten und Phylogenie der recenten Formen.

Dürken (1907), Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII.

Deegener (1909), Die Metamorphose der Insekten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Figurenvergrößerung von Fig. 1—3 etwa 90 fach, Fig. 4 u. 6 etwa 150 fach.

Fig. 1. Copulationsapparat der ausgebildeten Imago von *Agrion minium.* Penisende ventral vom Halsteil der Samenkapsel gelegen. (Ventralansicht.) *vmE,* vordere mediane Einsenkung; *schD,* schildförmige Deckplatten; *H,* sichelförmige Häkchen; *P,* Penis; *G,* Glans; *S,* Samenkapsel.

Fig. 2. Copulationsapparat der eben geschlüpften Imago von *Agrion minium.* Penisende ventral vom Halsteil der Samenkapsel gelegen (Seitenansicht). *schD,* schildförmige Deckplatten; *H,* sichelförmige Häkchen; *P,* Penis; *G,* Glans; *S,* Samenkapsel.

Fig. 3. Copulationsapparat der ausgebildeten Imago von *Agrion puella,* Penisende dorsal vom Halsteil der Samenkapsel gelegen (Ventralansicht). *Sp,* Spalt der Samenkapsel; *SchFig* u. Zahl, die Linien geben die Region an, durch welche die als Textfiguren wiedergegebenen Schnitte gelegt sind: die Zahl gibt die Nummer der Textfiguren an; diese Schnitte sind nicht dem fertigen, sondern den in Entwicklung begriffenen Zuständen entnommen.

Fig. 4. Entwicklungsstadium der Anlage des zweiten Segments bald nach Beginn des dritten Entwicklungsabschnittes (Ventralansicht). *vmE,* vordere mediane Einsenkung; *L,* Lateralteile; *vF,* vordere Furchen; *vmS,* vorderes medianes Stück; *V,* Vorwölbungen; *gS,* glandales Stück; *hF,* hintere Furchen bzw. Falten; *hmS,* hinteres medianes Stück; *SchFig* u. Zahl s. unter Fig. 3.

Fig. 5. Dasselbe wie Fig. 4 in etwas seitlicher Ansicht. *vF,* vordere Furchen; *vmS,* vorderes medianes Stück; *L,* Lateralteile; *V,* Vorwölbungen; *gS,* glandales Stück; *hmS,* hinteres medianes Stück; *hF,* hintere Furchen bzw. Falten.

Fig. 6. Dasselbe wie Fig. 4 (Dorsalansicht der Anlage). *vuW,* vorderer unpaarer Wulst; *vW,* vordere paarige Wülste; *hW,* hintere paarige Wülste; *VF,* Verschmelzungsstelle der Falten; *stM,* sternale Muldenwand.

Nachträge.

Erst nach Abschluß meiner Arbeit kam mir Frank Balfour-Brownes Abhandlung: The Life-History of the Agrionid Dragonfly, Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society of London, Part II, August 1909, zu Gesicht.

Balfour-Browne hat durch Zucht die ganze Lebensgeschichte der Agrioniden von der Ablage des Eies bis zum Schlüpfen der Imago verfolgen können, wenigstens bei einigen Individuen, und gibt in seiner Arbeit eine eingehende Darlegung seiner Beobachtungen über die einzelnen Stadien und Häutungen. Seine Beobachtungen sind nun aber in manchem verschieden von den von mir teils auch durch Beobachtung, teils aus der Kombination verschiedener Maße gewonnenen Resultaten.

Vor allem zeigt sich, daß in der Entwicklung der Agrioniden eine bedeutend größere Unregelmäßigkeit vorherrscht, als nach Analogie der Entwicklung andrer, selbst niederer Insektengruppen, anzunehmen und aus den Resultaten der Messungen abzuleiten war. Es ist nämlich nach Balfour-Browne nicht nur die Anzahl der Häutungen bzw. Stadien für die verschiedenen Gattungen der Agrioniden eine variable, sondern sie ist auch für ein und dieselbe Species inkonstant, selbst wenn die Larven unter gleichen physischen Bedingungen sich befinden. Balfour-Browne konstatierte 10—14 Stadien, doch war das Schlüpfen der Imagines nach Vollendung des zehnten Stadiums am häufigsten. Er hat seine Stadien charakterisiert, wenngleich sich einige nicht näher definieren ließen, nach der Zahl der Antennenglieder und den an dem Labium auftretenden Haaren. Leider ist mir das Material nicht mehr zur Hand, um hiernach die von mir gefundenen Stadien nachprüfen zu können, wie weit sie mit den von ihm beobachteten Stadien zusammenfallen.

Balfour-Browne bestätigt, daß die Maße der jüngsten Stadien trotz ihrer Variabilität einen Anhalt für die Stadien bieten, daß aber bei den späteren Stadien die Differenzen immer größer werden; ebenfalls lesen wir bei ihm, daß bei jeder Häutung ein Zuwachs der Größe der Flügelstummel sichtbar sei, wenngleich dieses bei den ersten Stadien sehr beträchtlich differiere. Leider ist eine Erstreckung derselben für die einzelnen Stadien nicht angegeben, so daß auch hierdurch eine Kontrolle meiner Stadien nicht ermöglicht ist.

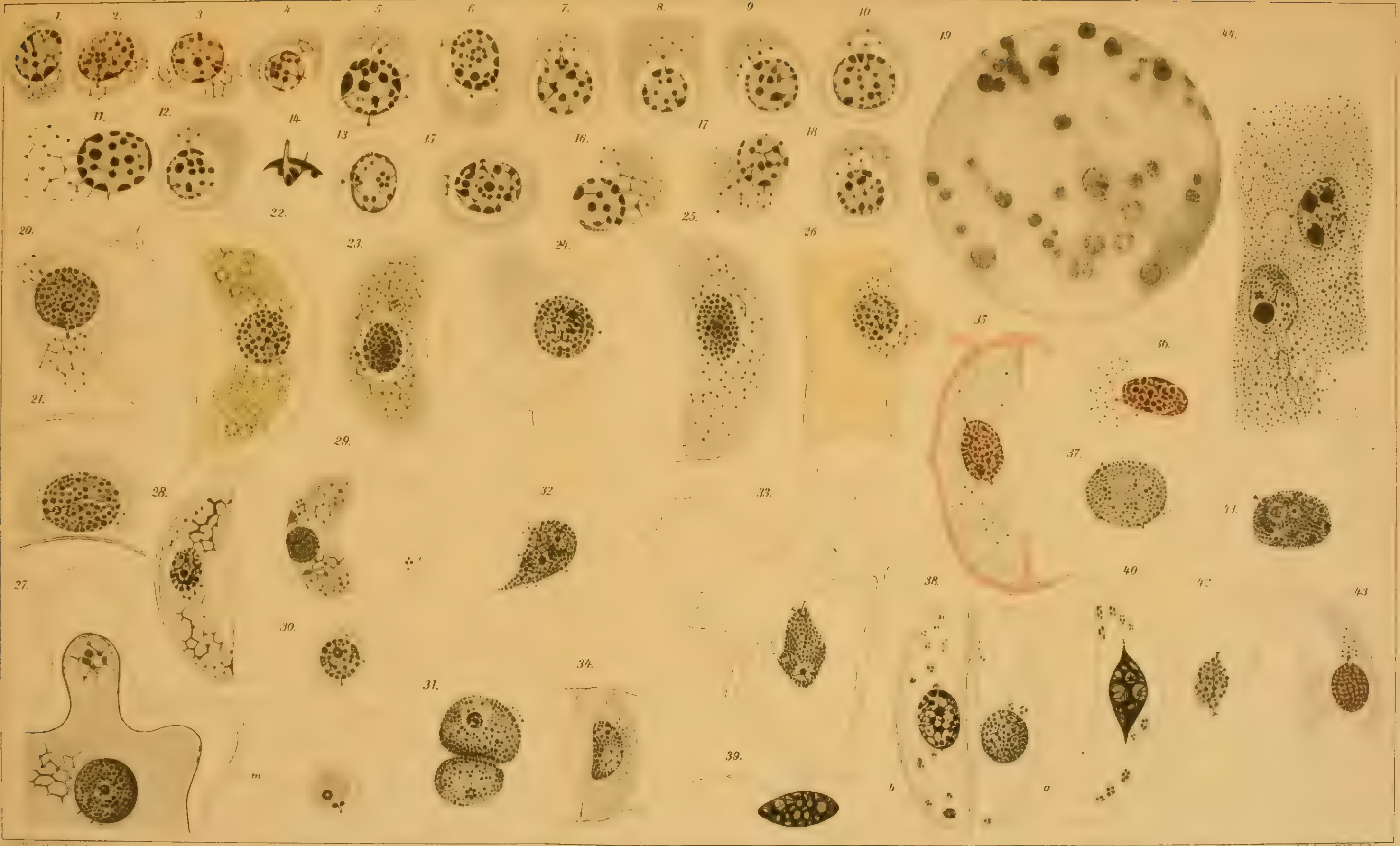
Die drei letzten Stadien vor dem Schlüpfen habe ich vielfach selbst gezüchtet, habe aber immer nur die gleiche Erstreckung der Flügelstummel konstatieren können, habe auch niemals so bedeutende Differenzen der Körpermaße, wie sie Balfour-Browne beobachtete, gefunden. Während dieser für das Durchschnittsmaß des letzten Stadiums 18,5 mm, bei einem Minimum von 14 und einem Maximum von 22 mm angibt, was den bedeutenden Spielraum von 8 mm ausmacht, maßen 36 von mir gezüchtete Individuen während des letzten Stadiums im Durchschnitt 13,5 mm. Das Minimum betrug 12 mm (2 Stück) und das Maximum 15,2 mm (1 Stück). Da aber auch in den Jugendstadien sich für mich abweichende Maße ergaben, beruhend auf einer größeren Wachstumszunahme der Larven in den betreffenden Stadien — ich scheue mich, die aus den Maßen sich ergebende Gesetzmäßigkeit lediglich als ein Spiel des Zufalls anzusehen —, so scheint mir doch, daß durch die verschiedenen physischen Verhältnisse die Entwicklung ungleich beeinflußt wird, worauf auch noch der Umstand hindeutet, daß die von uns beobachteten Zeiten, in denen der Hauptzahl nach die Eier abgelegt werden und das Schlüpfen der Imagines stattfindet, nicht zusammenfallen.

Es ist nun aber nicht die Absicht dieser Zeilen, über alle von Balfour-Browne gemachten Beobachtungen zu referieren, sondern sie haben vielmehr den Zweck, hinsichtlich der von mir nur durch Kombination von Zahlenwerten gewonnenen Resultate, auf die durch genaue Beobachtung gefundenen Tatsachen hinzuweisen.

Ebenfalls erst nach Abschluß der Arbeit erschien: Brauer, »Die Süßwasserfauna Deutschlands«, Heft 9: Odonata. Unter den hier beschriebenen Agrionidenlarven findet sich auch die von mir im »Anhang« determinierte Larve, und zwar nomine *Pyrrhosoma nymphula.* Ich verweise darauf, zumal sich die Beschreibungen in einigen Punkten ergänzen.

Göttingen, im Dezember 1909.

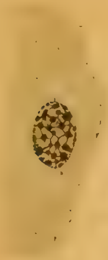
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
2.
3
4
5
6
7.
8.
9
10
19
44.
11.
12.
14
13
15
16.
17
18
20.
A
22.
23.
24.
25.
26
21.
35
36.
29.
37.
28.
32
33.
41.
27.
40
38.
42
43
30.
34.
31.
39.
m
b
a

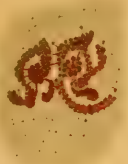
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

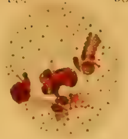
45.



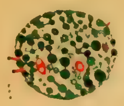
51.



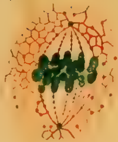
55.



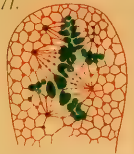
58.



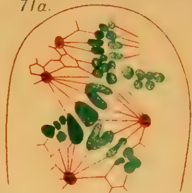
70.



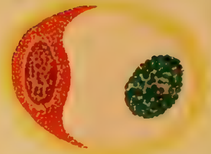
71.



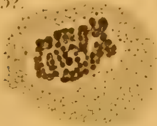
71 a.



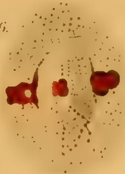
78.



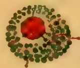
52.



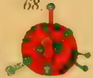
56.



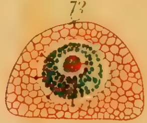
67.



68.



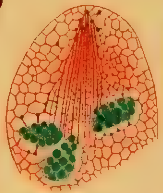
72.



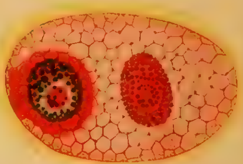
73.

74.

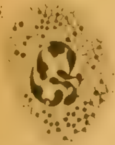
77.



79.

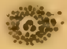


46.

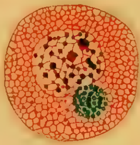


53.

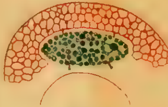
57.



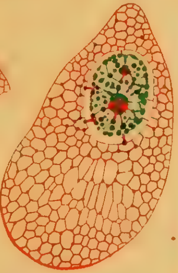
61.



69.

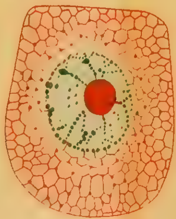


59.

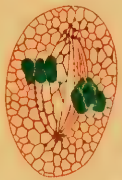


48.

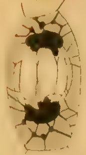
66.



75.

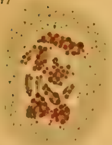


80.

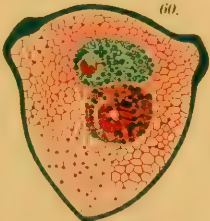


81.

47



60.



64

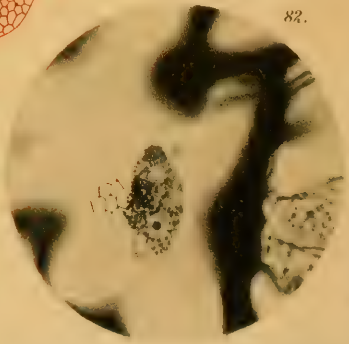
a

b

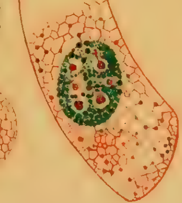
65.

a b c

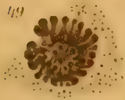
82.



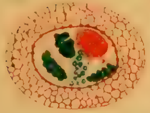
54.



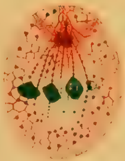
49



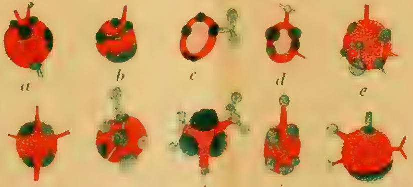
50.



62.



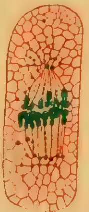
63.



a b c d e

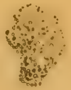
f g h i k

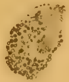
76.

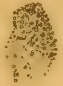


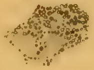
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

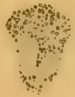
Lith Anst v E. A. Funke Leipzig

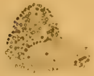

1a

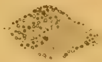

1b

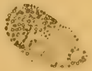

1c

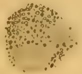

1d

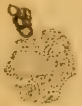

1e

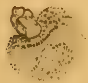

1f

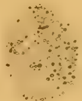

1g

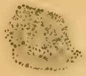

1h

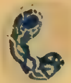

1i

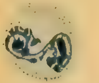

2a

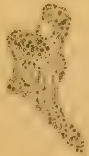

2b

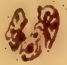

3

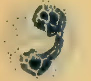

4

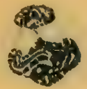

6

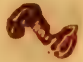

8

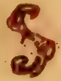

5

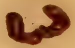

7

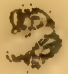

9

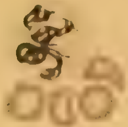

10

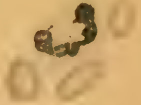

11

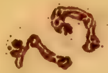

12

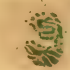

13

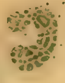

14

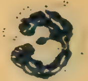

15

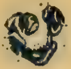

16

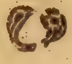

17 18

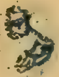

19


20


21

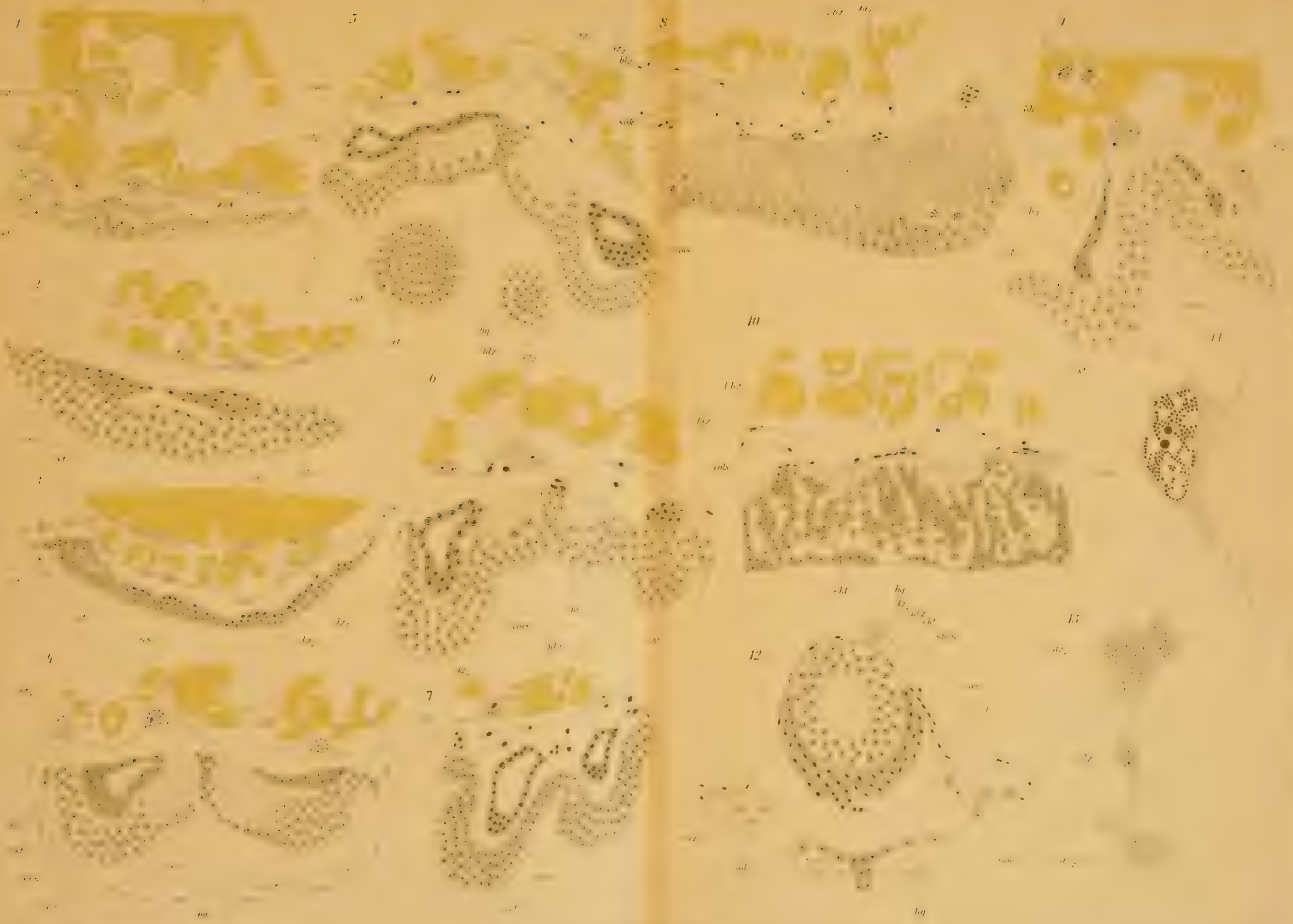

22

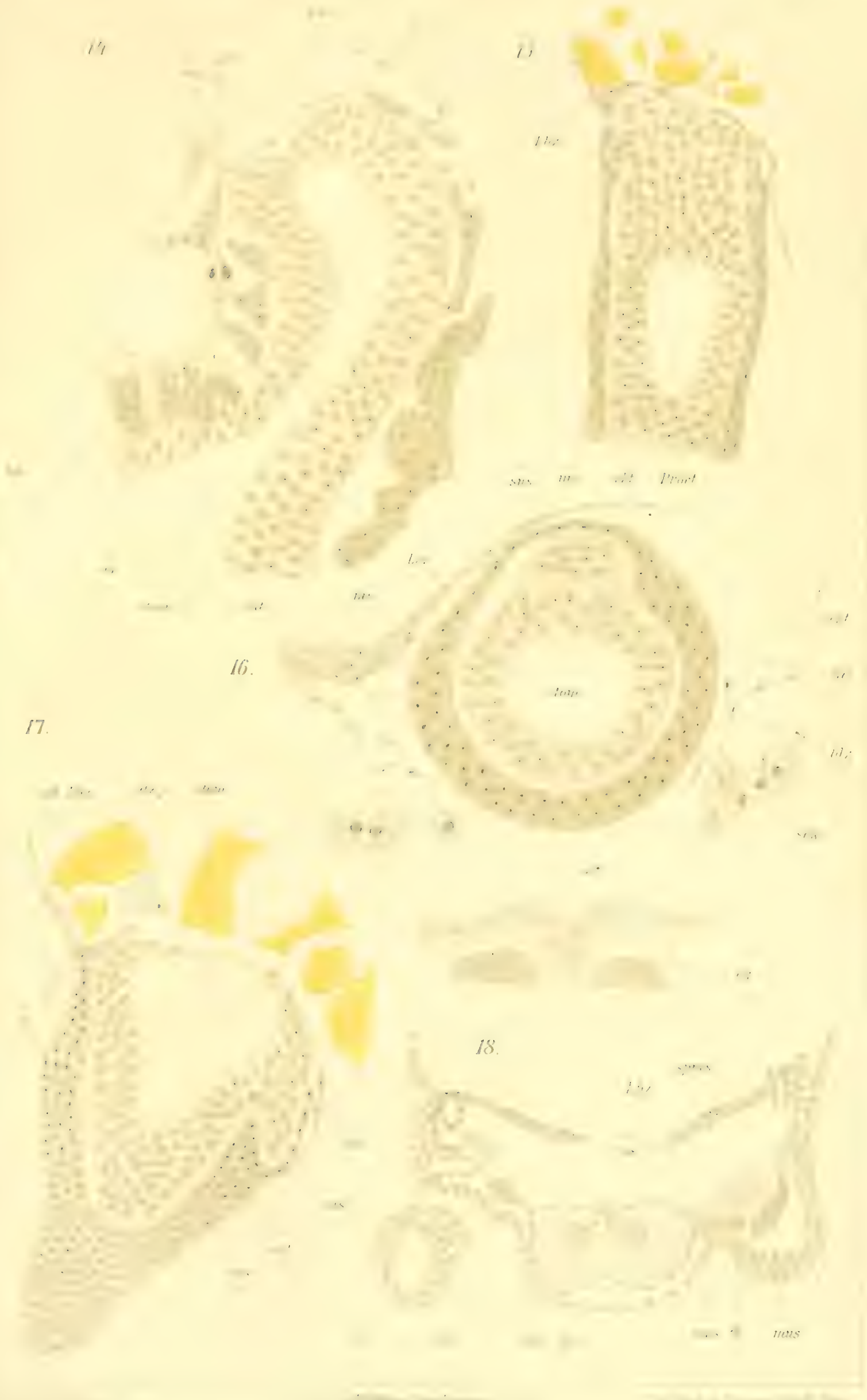

23

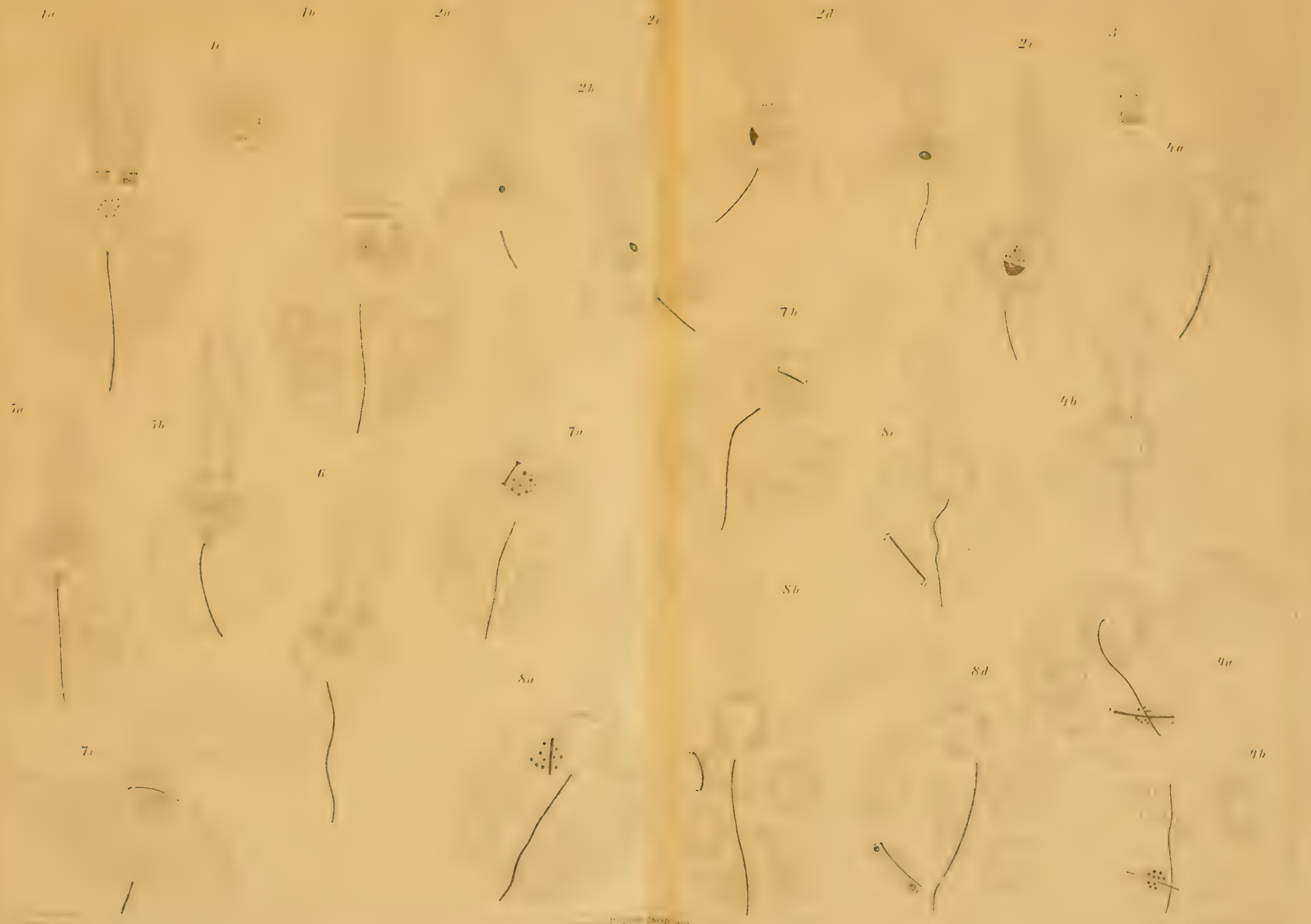

24

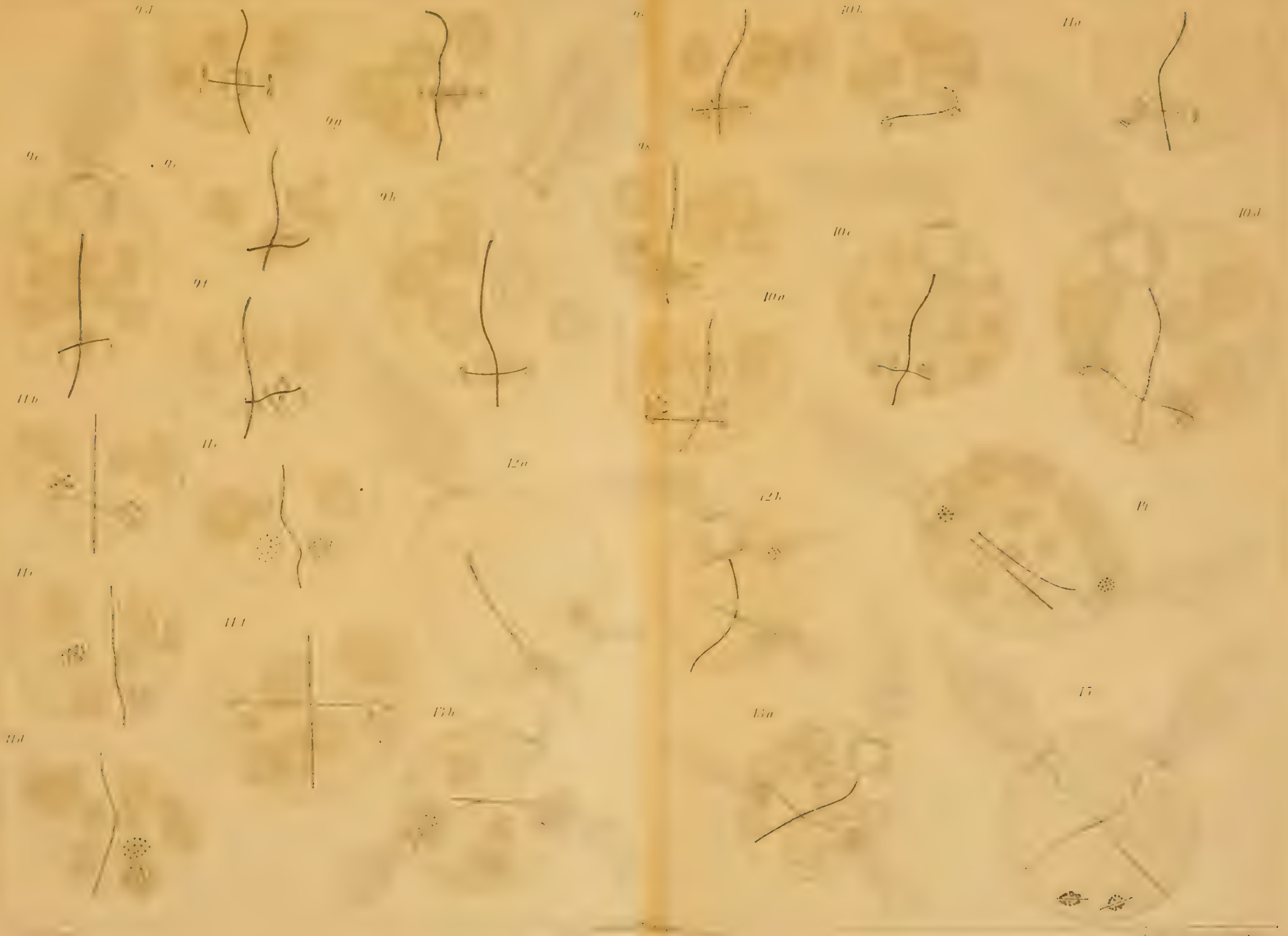
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

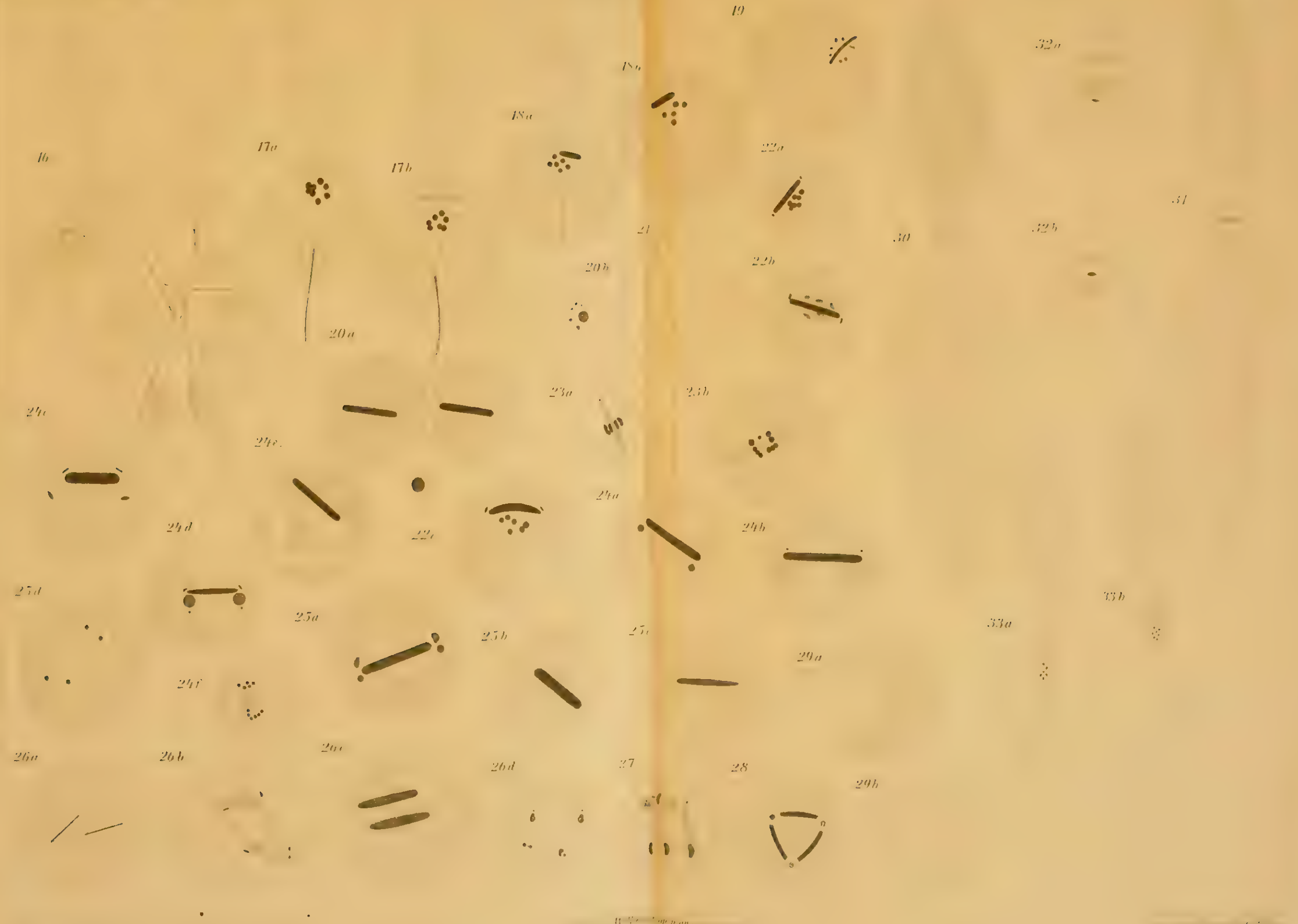
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


1
5
8
9
2
10
11
3
6
4
7
12
13
blz
sok
ms
bg
lz
cols
kt


14
15
Prod
16.
Lum
17.
18.
mus


1a
1b
1c
2a
2b
2c
2d
2e
3
4a
4b
5a
5b
6
7a
7b
7c
8a
8b
8c
8d
9a
9b


9 d
9 g
9 c
9 b
9 h
9 f
9 e
9 i
10 b
11 a
10 d
10 c
10 a
11 b
11 c
12 a
12 b
14
11 e
11 f
13 b
13 a
15
11 d



35a

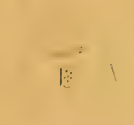
36a

36

37

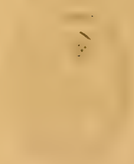
b
c
d
d
c
a
b
c
f
g
h
i
k
l

34



35b.

43a

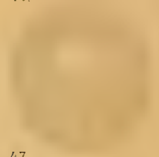


43b

43c

42

44.



39a

39b

40

45

46

47

38a

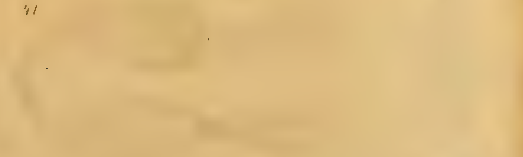
38b

48

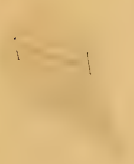
49

50

41

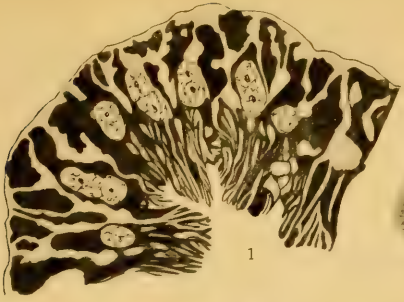


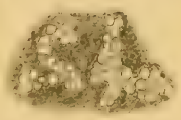
51



52

53

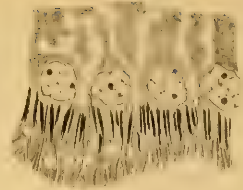

1


2

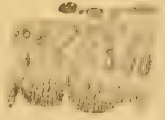
7

8

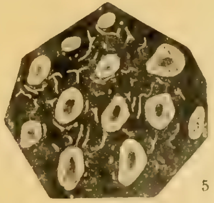
9

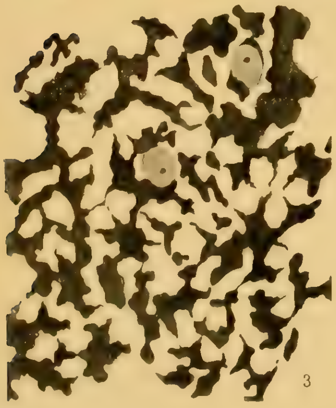

10

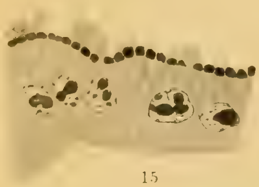
11


12

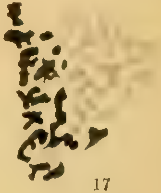
13

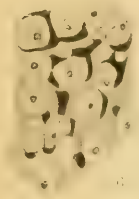

5


3

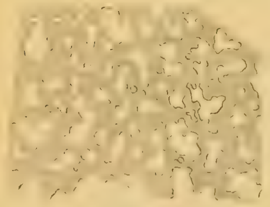

15

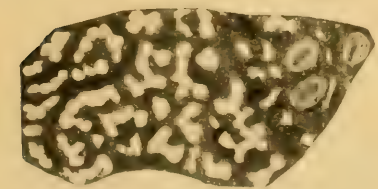
14


17


6

18


16


4

19

20

21

22

St. Hilaire

[illegible] Leipzig.

5.

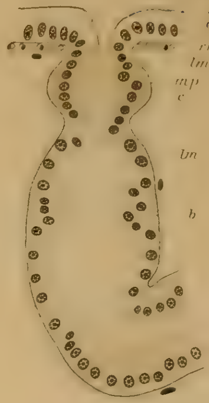
9.

6.

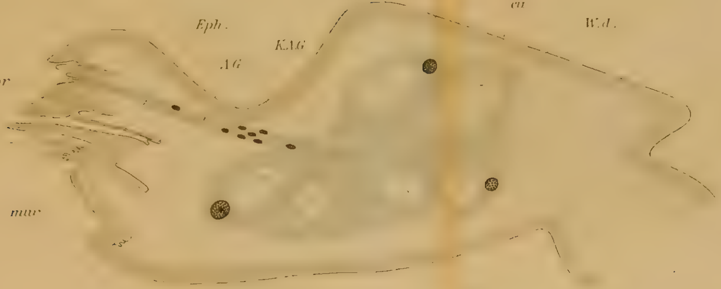
J
ep
m p.
lm
a
b
c

7.

8.


d e
J
ep
rm
lm.
mp
c
bn
b
a

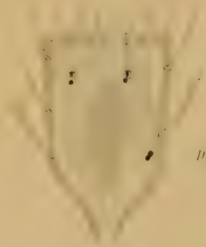
1.


Bk
cu
W.d.
Eph.
K.A.G
A.G
lbr
md.
mur
M
Sk

3.

10.

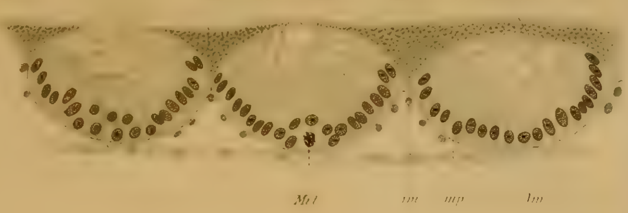
4.


S.Z
Tr
D.III
D.II

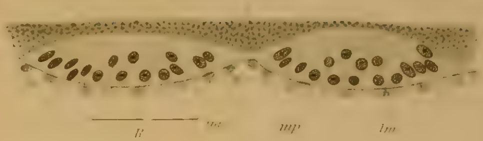
2.

Wilh. Engelmann

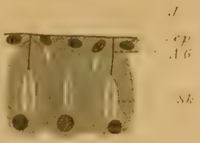
13.


R.S
Tr
S.S
M.F
Mit
im
mp
lm

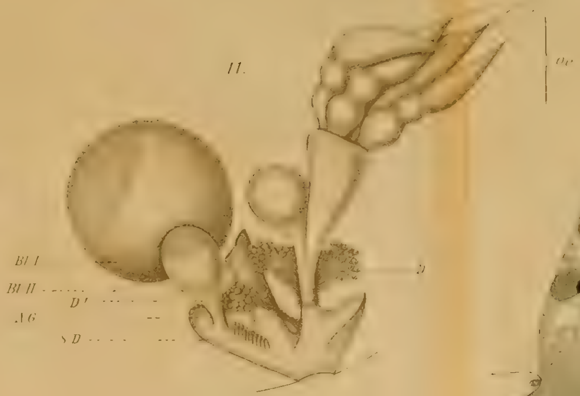
14.



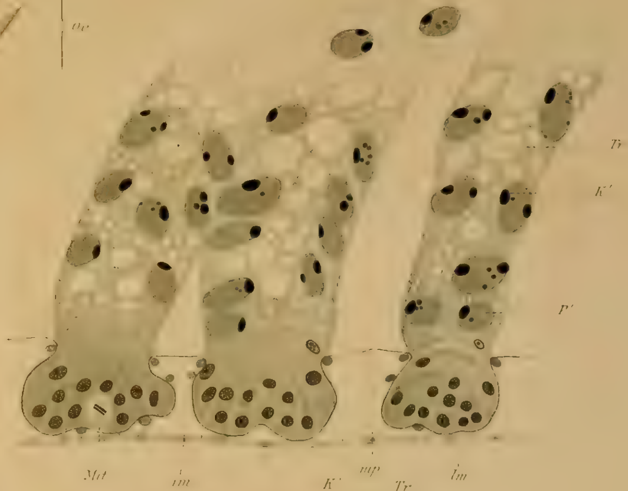
12.



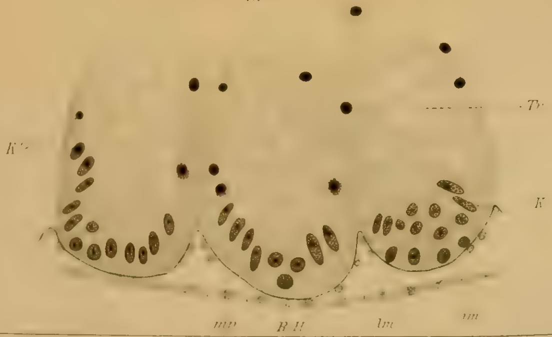
11.


Oe
D
Bl.I
Bl.II
D'
AG
SD

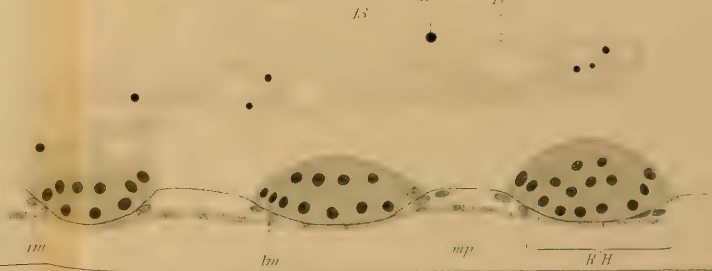
17.


Tr
K'
P'
Mit
im
mp
lm

16.


Tr
K'
K
mp
RH
lm
im

15.


K'
Tr
im
lm
mp
RH

Verlag v. Wilhelm Engelmann in [illegible]

Lith. Anst. v. [illegible]

Fig. 1

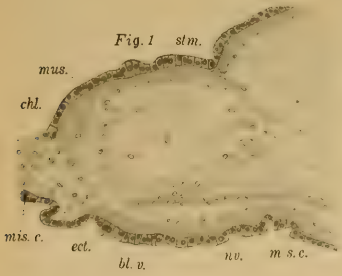

stm.
mus.
chl.
mis. c.
ect.
bl. v.
nv.
m s. c.

Fig. 3

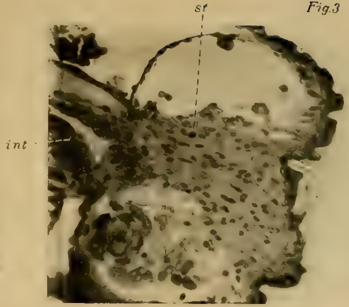


Fig. 4.

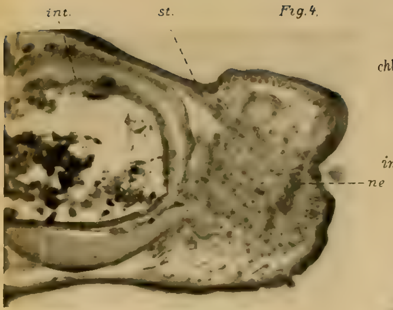
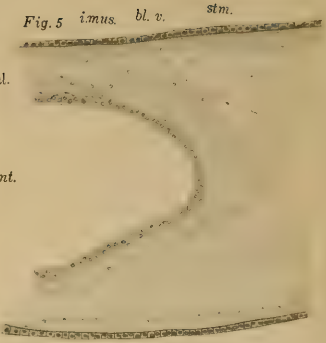

int.
st.
int.
ne

Fig. 5


i.mus.
bl. v.
stm.

chl.

Fig. 2

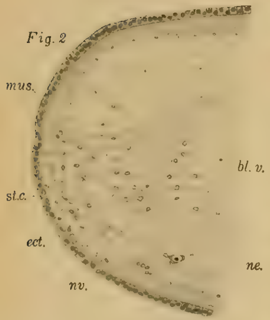

mus.
bl. v.
st.c.
ect.
ne.
nv.

Fig. 6

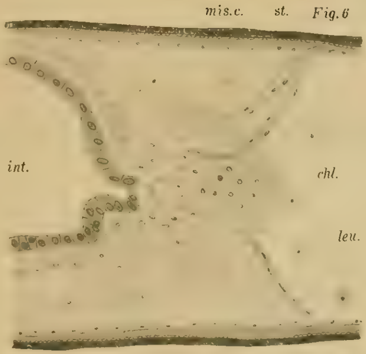

mis.c.
st.
int.
chl.
leu.

Fig. 7

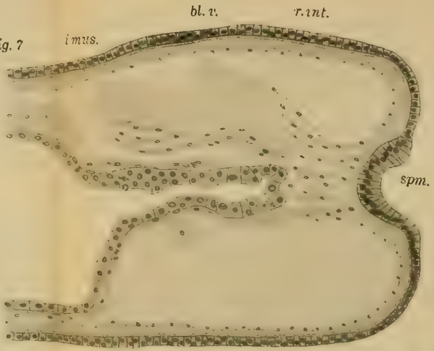

bl. v.
r. int.
i mus.
spm.

Fig. 10

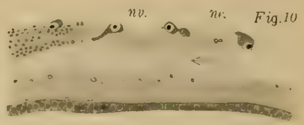


Fig. 12

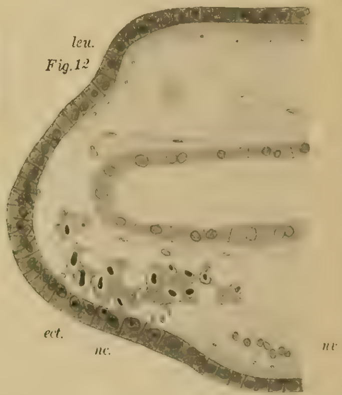

leu.
ect.
ne.
nv

Fig 8

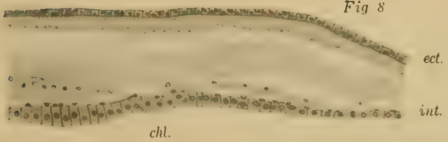


Fig. 9

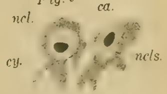
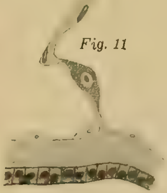

ca.
ncl.
cy.
ncls.

Fig. 11



Krecker.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 13

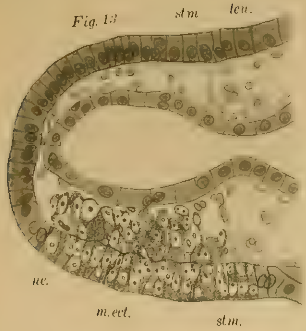

stm
leu.
ect.
ne.
m.ect.
stm.

Fig. 15

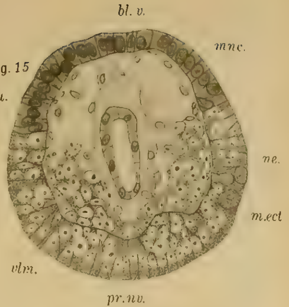

bl. v.
mnc.
leu.
ne.
m.ect
vlm.
pr.nv.

Fig. 16

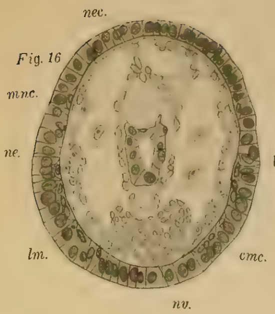

nec.
mnc.
ne.
leu.
lm.
cmc.
nv.

Fig. 17

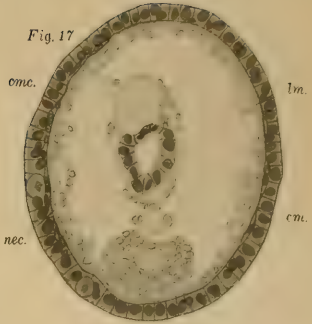

omc.
lm.
cm.
nec.

Fig. 14

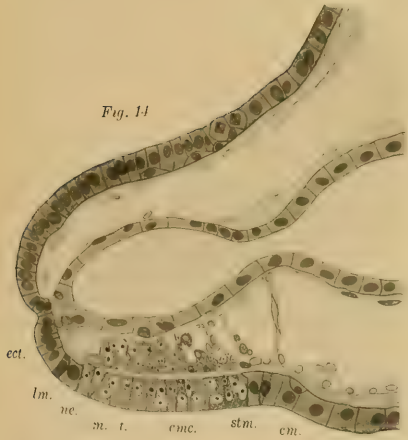

ect.
lm.
ne.
m. t.
cmc.
stm.
cm.

Fig. 21

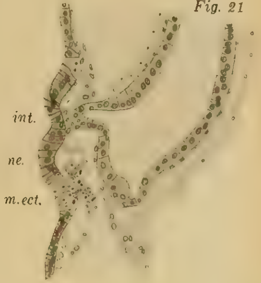


Fig. 22

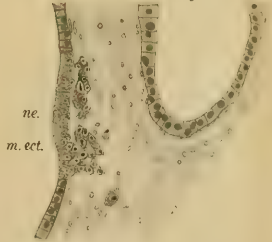


Fig. 18

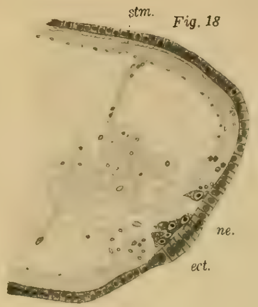


Fig. 19

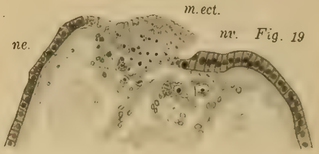


Fig. 20

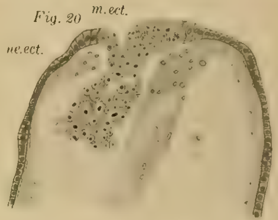
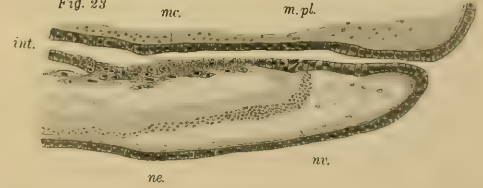


Fig. 23


mc.
m.pl.
int.
nv.
ne.

Krecker.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig 24

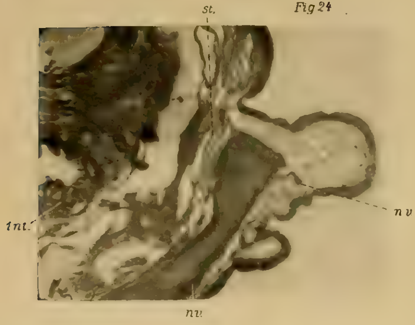


Fig. 27

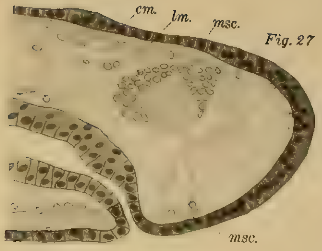

cm.
lm.
msc.
msc.

Fig. 25

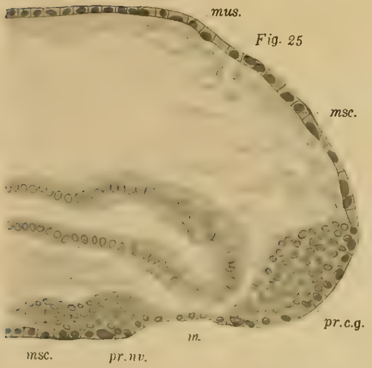
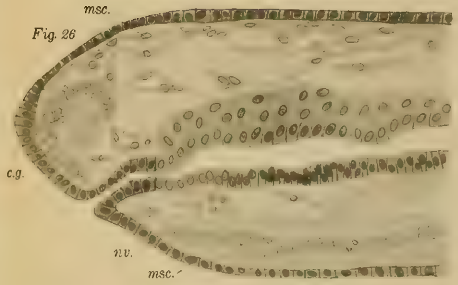

mus.
msc.
pr.c.g.
msc.
pr.nv.
m.

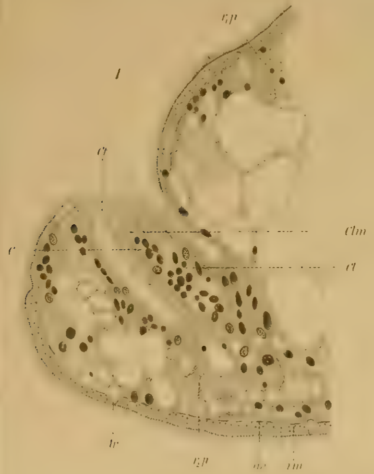
Fig. 26


msc.
c.g.
nv.
msc.

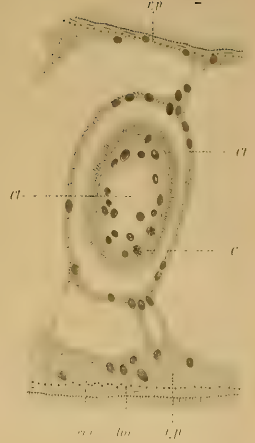
Krecker.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

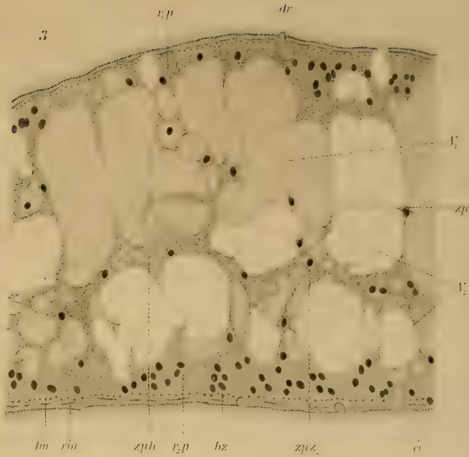
1


r.p
ct
Clm
C
ct
br
r.p
ov
rm

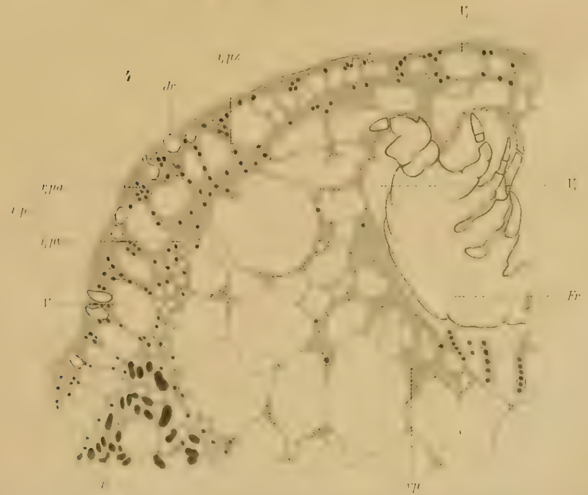
2


r.p
ct
ct
C
cv
lm
r.p

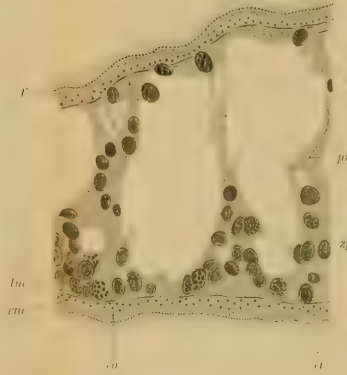
3


r.p
dr
V_1
zpz_1
V_2
lm
rm
zph
r.p
bz
zpz_2
cv

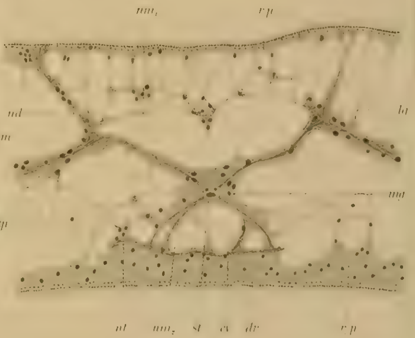
4


V_1
r.pz
dr
r.pa
r.p
r.pv
V
V_2
Fr
i
vp

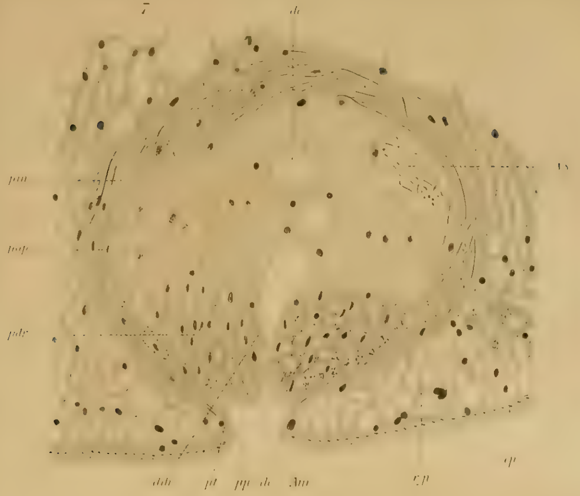
5


r
pm
zp
lm
rm
m
a

6

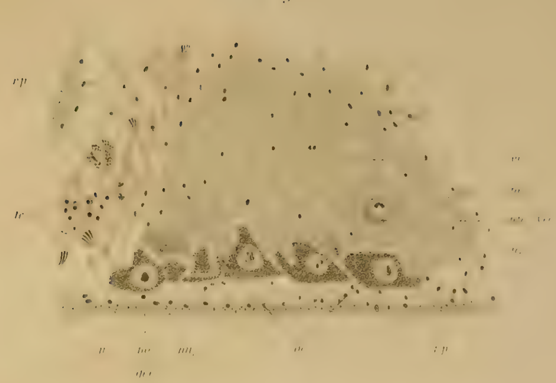

mm_1
r.p
md
la
mq
nt
mm_2
st
cv
dr
r.p

7



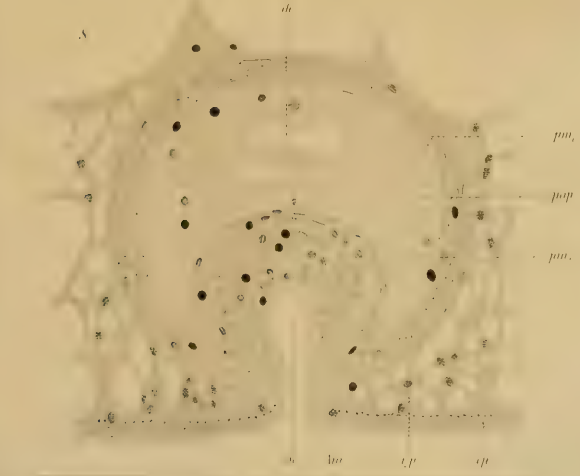
de
pm
pop
pdr
ls
dh
pl
pp
dr
Am
rp
cp

9



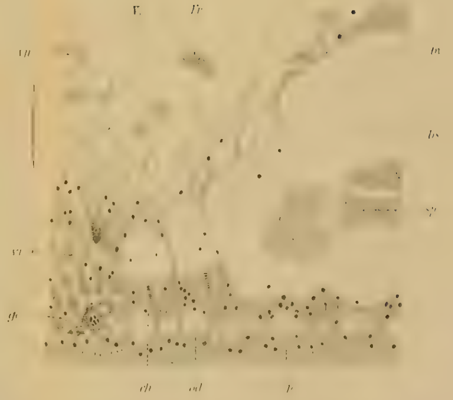
rp
tc
n
bv
m
dv

8



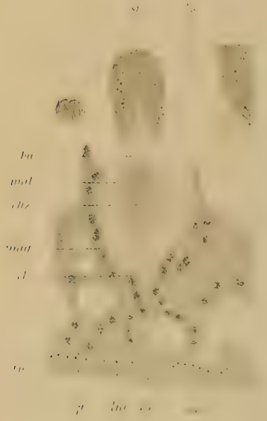
de
pm
pop
pm
Am
rp
cp

10



V
Fr
VII
VI
gh
bs
ch
al
p

11



bn
md
dz
mtd
st
cp

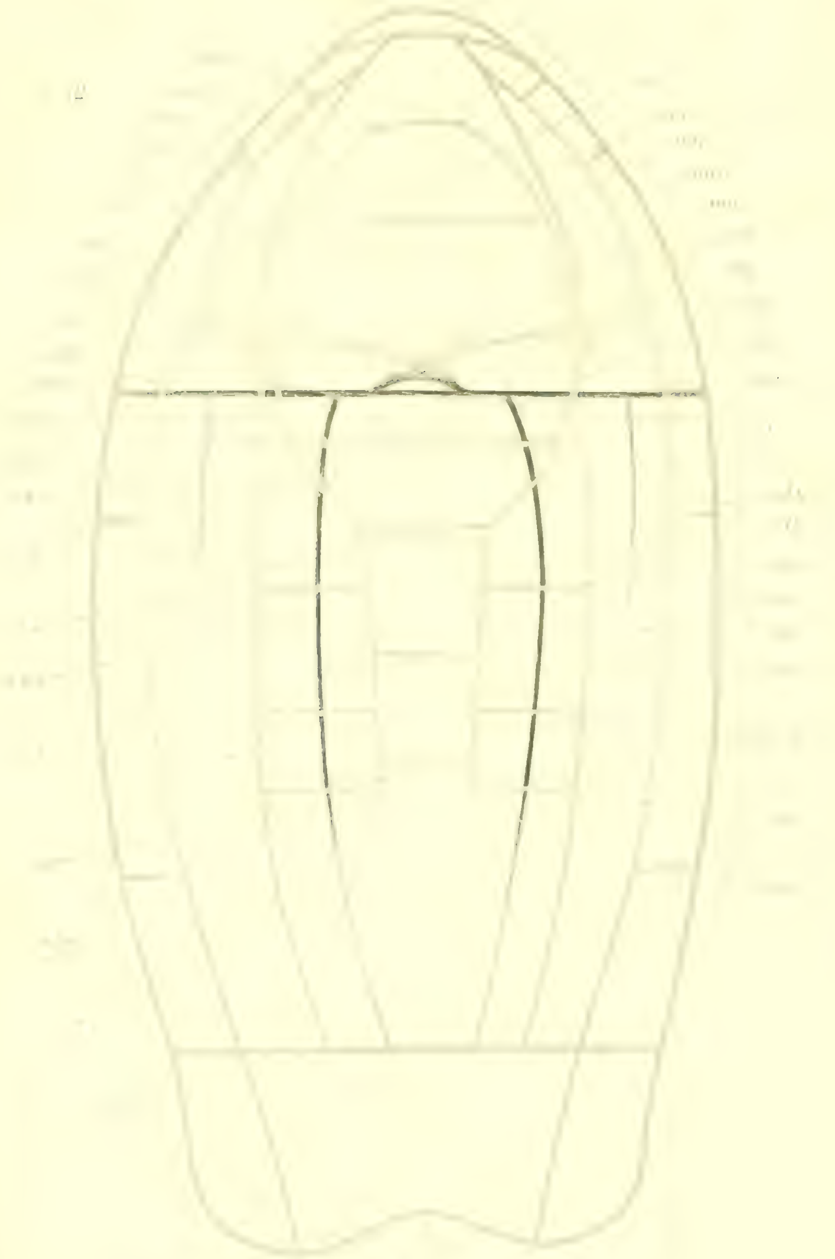

2

Fig. 1.

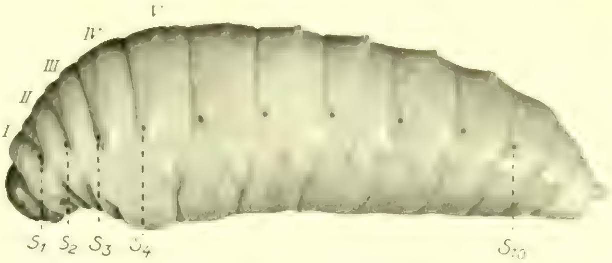

V
IV
III
II
I
S_1
S_2
S_3
S_4
S_{10}

Fig. 2.

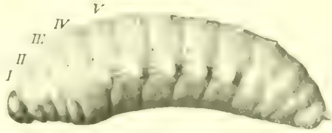


Fig. 3.

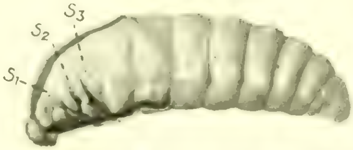


Fig. 4.

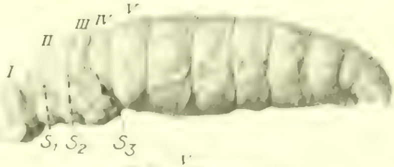

III
IV
V
II
I
S_1
S_2
S_3

Fig. 5.

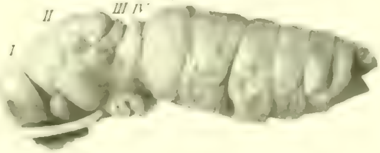


Fig. 6.

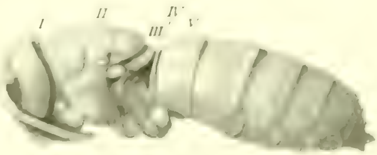
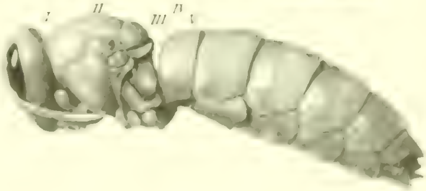


Fig. 7.



Zander phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. XCV

Taf. XIX

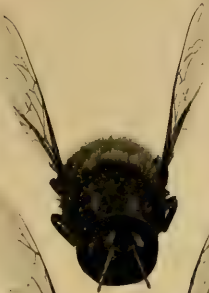


Fig. 1

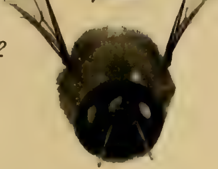


Fig. 2

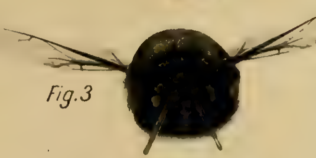


Fig. 3

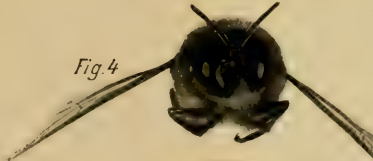


Fig. 4

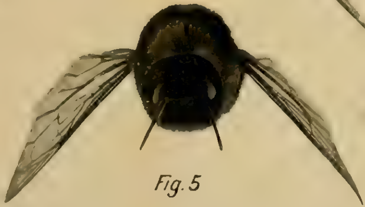


Fig. 5

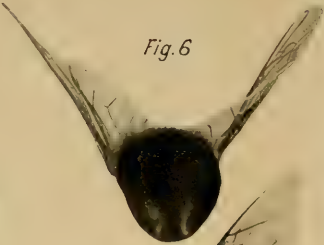


Fig. 6

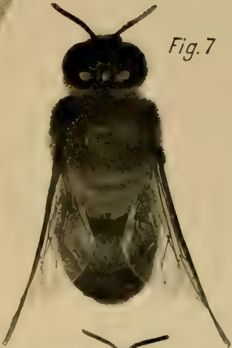


Fig. 7

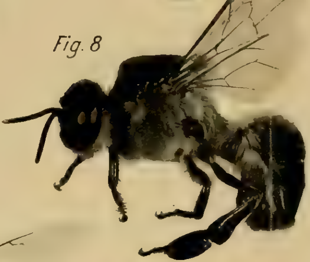


Fig. 8

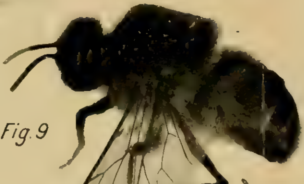


Fig. 9

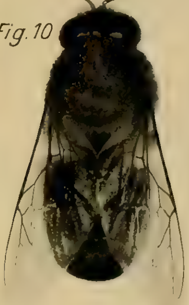


Fig. 10

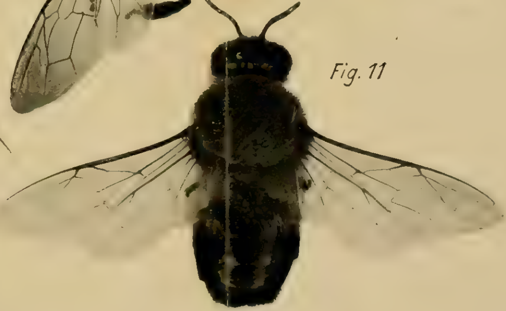


Fig. 11

Stellwaag

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 12

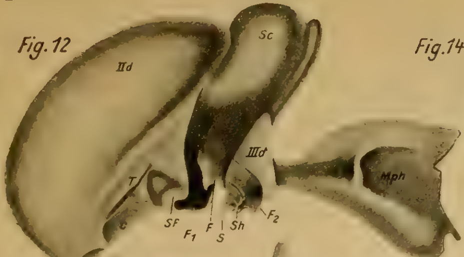

Sc
IId
IIId
Mph
T
c
Sf
F1
F
S
Sh
F2

Fig. 14

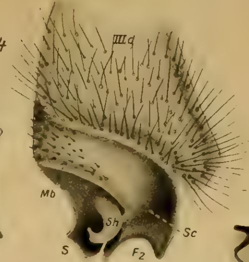

IIId
Mb
Sh
S
F2
Sc

Fig. 21

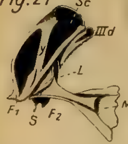

Sc
IIId
y
L
Mph
F1
S
F2

Fig. 22

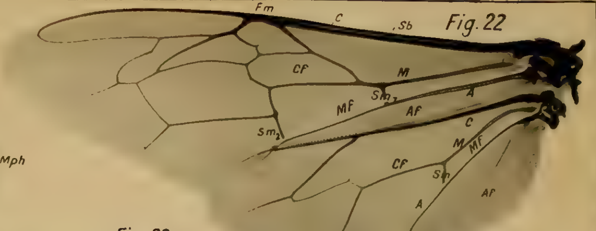

Fm
C
Sb
Cf
M
Sm1
A
MF
Af
Sm2
C
M
MF
Cf
Sm
A
Af

Fig. 13

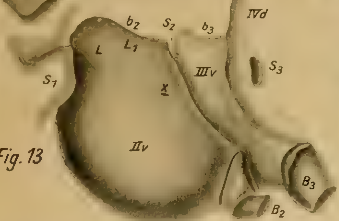

b2
S2
b3
IVd
L
L1
S1
x
IIIv
S3
IIv
B3
B2

Fig. 15

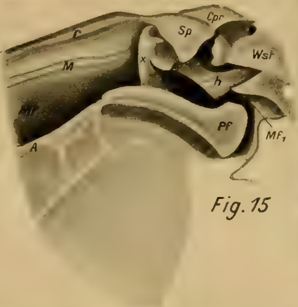

Sp
Cpr
C
M
x
Wst
h
MF
Pf
MF1
A

Fig. 23

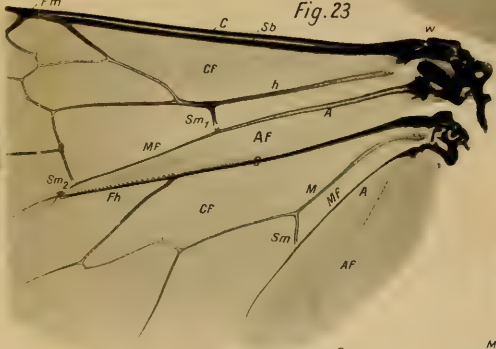

Fm
C
Sb
W
Cf
h
Sm1
A
Af
MF
Sm2
C
Fh
M
MF
A
Cf
Sm
Af

Fig. 24

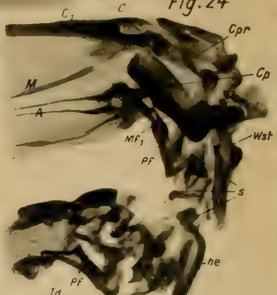

C1
C
Cpr
Cp
M
A
Mf1
Wst
Pf
s
he
Pf

Fig. 16

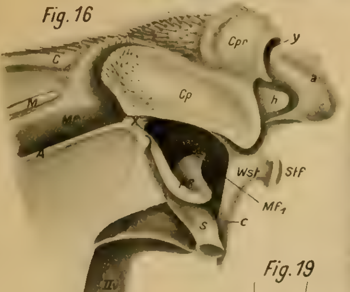

Cpr
y
C
Cp
a
M
h
Mf
x
A
Pf
Wst
Stf
Mf1
S
c
IIv

Fig. 17

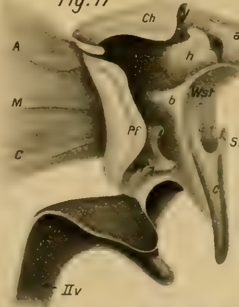

Ch
a
A
h
b
Wst
M
Pf
Stf
C
c
IIv

Fig. 25

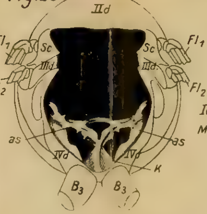

IId
Fl1
Sc
Sc
Fl1
IIId
IIId
Fl2
Fl2
Id
Ma
as
as
IVd
IVd
K
B3
B3

Fig. 27

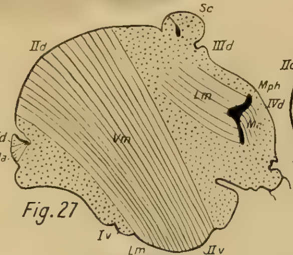

Sc
IId
IIId
Mph
IVd
Lm
Vm
Mr
Id
Ma
Iv
IIv

Fig. 29

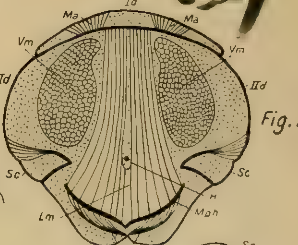

Id
Ma
Ma
Vm
Vm
IId
IId
Sc
Sc
H
Lm
Mph
Mr

Fig. 19

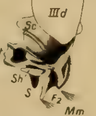
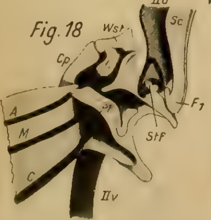

IIId
Sc
Wst
Sh
S
F2
Mm

Fig. 18


IId
Wst
Sc
Cp
A
Pf
F1
M
Stf
C
IIv

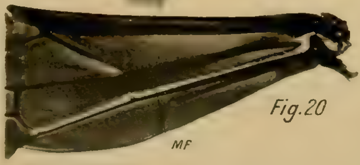


Fig. 20

Fig. 26

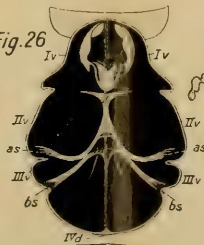

Iv
Iv
IIv
IIv
as
as
IIIv
IIIv
bs
bs
IVd

Fig. 28

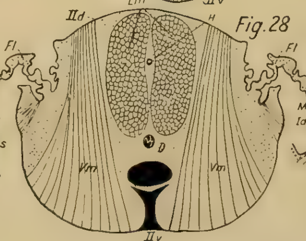
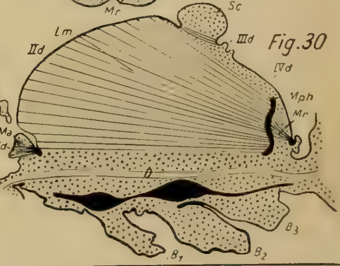

Lm
IId
H
Fl
Fl
D
Vm
Vm
IIv

Fig. 30


Sc
Lm
IId
IIId
IVd
Mph
Mr
Ma
Id
D
B3
B1
B2

Stellwaag

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Fig. 1

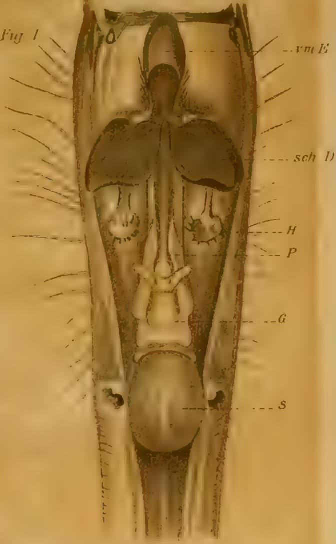

vm E
sch D
H
P
G
S

Fig. 2

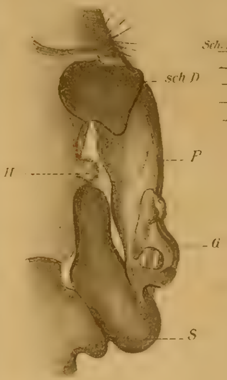


Fig. 3.

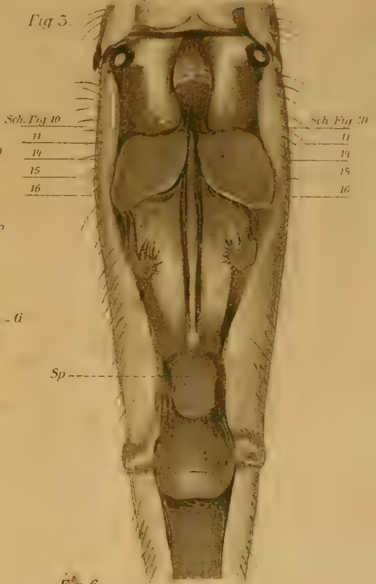

Sch. Fig 10
11
14
15
16
Sch. Fig 10
11
14
15
16
Sp

Fig. 4

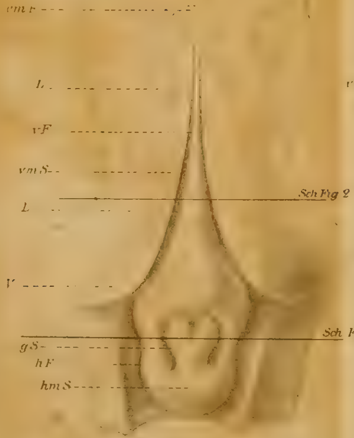

vm F
L
v F
vm S
Sch Fig 2
L
V
Sch Fig 4
g S
h F
hm S

Fig. 5

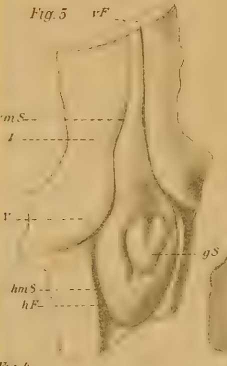
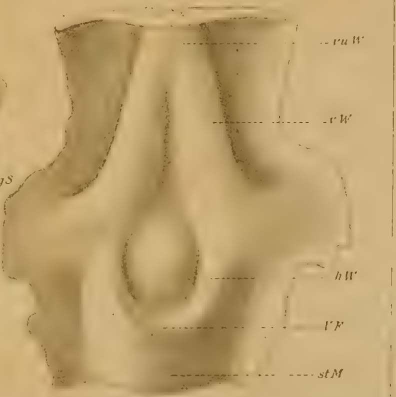

v F
vm S
l
V
g S
hm S
h F

Fig. 6.


vu W
v W
h W
V F
st M

Peters u. Neubarth gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01444

1800